

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 68

10

ОКТАБРЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1983

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutchishvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией М. П. Тулина. Технический редактор Г. А. Смирнова
Корректоры Н. Г. Каценко и Э. Г. Рабинович

Сдано в набор 8.07.83. Подписано к печати 11.10.83. М-19245. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14. Уч.-изд. л. 16.78.
Усл. кр.-отт. 14.44. Тир. 2154. Тип. зак. 562.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.683.2

В. Е. Аветисян

СИСТЕМА СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE*V. E. AVETISIAN. THE SYSTEM OF THE FAMILY *BRASSICACEAE*

Путем выявления ведущих диагностических признаков, свидетельствующих об уровне организации, установлено, что в сем. *Brassicaceae* прослеживаются три основные линии развития, соответствующие трем трибам — *Sisymbrieae* DC. s. l., *Brassiceae* s. l. и *Thelypodieae* Prantl s. l., между которыми наблюдается параллелизм в изменчивости морфологических структур. Для каждой из триб выявлены области расселения и центры автохтонного развития. Трибы E. Janchen (1942) по указанным трем трибам распределяются следующим образом: *Sisymbrieae* s. l. (= *Sisymbrieae* s. str., *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae*, *Stenopetaleae*, *Schizopetaleae*), *Brassiceae* s. l. (= *Brassiceae* s. str., *Chamireae*, *Heliophileae*), *Thelypodieae* s. l. (= *Stanleyeae*, *Pringleae*, *Romanschulzieae*, *Streptanthaeae*, *Cremolobaeae*). В состав трибы *Thelypodieae* включены также роды *Borodinia* N. Busch и *Megadenia* Maxim.

Как известно, сем. *Brassicaceae* из-за своей морфологической монолитности является одним из труднейших объектов для построения системы, поэтому, несмотря на неоднократные попытки в этом плане многих авторов, среди предложенных систем преобладают искусственные (см.: Аветисян, 1976). Из числа последних наиболее разработанной в отношении охвата родов и дробности классификации, тем самым отвечающей нуждам практической систематики, является система O. Schulz (1936). Принципы построения системы семейства, разработанные A. Hayek (1911) и в дальнейшем развитые E. Janchen (1942), являются крупным шагом в сторону эволюционной систематики, поскольку позволяют рассматривать признаки, имеющие диагностическое значение, не в статике, а в их эволюционной динамике.

Система Janchen, несмотря на ряд недоработок (Аветисян, 1976), представляется наиболее естественной, поэтому предложенный здесь обзор системы крестоцветных основывается на рассмотрении этой системы (приняты во внимание лишь трибы, так как для систематизации подтриб потребовался бы детальный анализ на родовом уровне, что, по меткому выражению I. Hedge (1976: 32), «в настоящем было бы устрашающей задачей»).

В своей классификации Janchen опирается на комплекс признаков, для каждого из которых он прослеживает морфологические ряды изменчивости, отражающие пути развития отдельных структур от примитивных к более продвинутым. Правда, предложенный им комплекс примитивности, как это будет рассмотрено ниже, в некоторых своих чертах дискуссионен. Тем не менее, несмотря на сильно выраженную в данном семействе гетеробатмию, намеченные эволюционные ряды признаков послужили ему основой для построения нового варианта системы. Однако Janchen в своих построениях просмотрел генетическую целостность эволюционных процессов, в результате чего в ряде случаев он признает самостоятельными недостаточно четко очерченные трибы или же трибы, представляющие собой лишь одну из ступеней общего направления эволюции той или иной конкретной морфы.

В данном обзоре я принимаю установленные Janchen морфологические ряды признаков независимо от того, в каком направлении их рассматривать в эволюционном аспекте. Так, например, из-за недостаточной осведомленности об особенностях биологии пока трудно судить, что является более примитивным — цельное нектарное кольцо или дробное, тычинки, превышающие или не превышающие околоцветник, наличие или отсутствие гинофора и др. В то же время

это нельзя сказать о плодах, являющихся, как неоднократно отмечали многие брассикологи, эволюционно наиболее пластичным органом, посредством которого в основном осуществляется адаптация крестоцветных к условиям среды. Такая адаптивная лабильность породила несметное разнообразие форм плодов, подчиняющихся, однако, единым в семействе направлениям их структурной эволюции — от стручка к стручочку, от раскрывающихся плодов к нераскрывающимся, от многосемянных к односемянным, от плодов с широкой перегородкой к плодам с узкой перегородкой, от одночленных плодов к двучленным. В отношении общего плана строения плода крестоцветных я придерживаюсь мнения об их бикарпеллярной природе (Аветисян, 1959). Что касается семязачатков, то, если раньше придавалось большое таксономическое значение расположению корешка зародыша по отношению к семядолям (спиннокорешковый зародыш и краекорешковый), теперь на многочисленных примерах выявлена неустойчивость этого признака нередко в пределах рода, а иногда даже и вида. На мой взгляд, для макросистематики крестоцветных наиболее существенна тенденция к увеличению семядолей, что несомненно также является следствием адаптации, способствующей повышению прорастающей способности семян.

Обзор системы семейства крестоцветных¹

Janchen (1942), опираясь на эволюционные ряды признаков, делит сем. *Brassicaceae* на 15 триб. Из них широко расселены по земному шару представители триб *Sisymbrieae*, *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae*, *Brassicaceae*, при этом на евразийском континенте представлены лишь эти трибы. Остальные трибы (*Stanleyeae*, *Pringleeae*, *Romanschulzieae*, *Streptanthaeae*, *Chamireae*, *Schizopetaleae*, *Stenopetaleae*, *Heliophileae* и *Crémolobeae*) приурочены к Северной и Южной Америке и южным широтам Старого света. Janchen их считает изолированными не только географически, но и таксономически.

Некоторые изменения данной системы, касающиеся евразийских триб, внесены мною в предыдущих публикациях (Аветисян, 1975, 1976, 1981). На основании анализа признаков, использованных Janchen, а также накопившейся информации по числам хромосом, анатомическому строению спермодермы, морфологии пыльцевых зерен, эмбриологии и химическому составу сделан вывод о целесообразности признания двух триб вместо рассмотренных шести — *Sisymbrieae* DC. s. l. (= *Sisymbrieae* s. str., *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae*) и *Brassicaceae*.

Широкое понимание трибы *Sisymbrieae* в рамках естественных границ ее ареала позволило установить, что центром ее максимального морфологического разнообразия является Ирано-Туранская флористическая область.¹ Развитие же трибы *Brassicaceae* связано со Средиземноморской и Сахаро-Синдской областями. Это говорит о том, что рассмотренные трибы имеют самостоятельные географически и экологически разобщенные крупные очаги автохтонного развития (Аветисян, 1980). Между данными трибами отчетливо вырисовываются параллельные ряды изменчивости многих макро- и микропризнаков, что свидетельствует о сходных эволюционных тенденциях (см. таблицу: Аветисян, 1976).

Какие же закономерности прослеживаются при рассмотрении системы сем. *Brassicaceae* в целом?

Тезис Janchen и его предшественников о таксономической изолированности внеевропейских триб крестоцветных в дальнейшем частично подкреплён (Koble, 1982) или пересмотрен (Melchior, 1964; Al-Shehbaz, 1973) последующими исследователями.

Н. Melchior (1964) в своем обзоре данного семейства для 12-го издания «A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien», опираясь на систему Janchen, по своему группирует трибы. Правда, в некоторых случаях он тем самым привносит в систему элемент искусственности, как например, при разграничении триб, характеризующихся плодами стручочками, от триб с плодами стручками. С другой стороны, он выявил близость между трибами *Brassicaceae*, *Chamireae* и *Helio-*

¹ Хорионы приводятся согласно А. Л. Тахтаджяну (1978).

phileae, выделив их в отдельную группу на основании плодов, снабженных «носиком», и по-разному сложенных семядолей.

Характерными особенностями трибы *Brassicaceae*, отличающими ее как от трибы *Sisymbrieae* s. l., так и от остальных крестоцветных, являются двучленные плоды, обычно коррелирующие со вдоль сложенными семядолями. Мы уже отмечали (Аветисян, 1980), что благодаря двучленности плодов, приводящей к гетероартрокарпии, у представителей данной трибы наиболее успешно воплощается прогрессивная тенденция к гетерокарпии, широко наблюдающаяся в семействе. Посредством увеличения семядолей и нераскрываемости той или иной части плода, обеспечивающих надежную сохранность семян и их прорастание в экстремальных условиях, у представителей трибы *Brassicaceae* осуществляется адаптация к ксерическим условиям засушливых областей Средиземноморья и Сахаро-Аравийских пустынь. Следовательно, различные модификации двучленных плодов и вдоль сложенные семядоли можно рассматривать как более совершенный уровень организации, реализующийся в конкретной среде обитания.

Монотипная триба *Chamireae*, единственный представитель которой *Chamira circaeoides* Druce характеризуется дважды вдоль сложенными семядолями, является одним из эндемичных таксонов Капской области. Триба *Heliophileae* (4 рода, около 100 видов) также приурочена к Южной Африке (преимущественно Капская область). В отличие от триб *Brassicaceae* и *Chamireae* представители данной трибы имеют поперечно, при этом дважды поперечно сложенные семядоли.

Таким образом, эти трибы сближают наличие плодового «носика» и тенденция к увеличению семядолей. Однако если на юге Африки «носик» еще не функционирующее новообразование, то на севере Африки, как и по всему ареалу трибы *Brassicaceae*, он в преобладающем большинстве случаев включен в процесс диссеминации путем развития в нем семян. Что же касается адаптивной роли укрупнения семядолей, то, наоборот, она возрастает на юге Африки, где более крупные дважды вдоль и поперечно сложенные семядоли соответственно у представителей триб *Chamireae* и *Heliophileae* должны по сравнению с просто вдоль сложенными семядолями у представителей *Brassicaceae* способствовать более высокой жизнеспособности семян и проростков.

Согласно исследованиям R. Bauch (1941), у представителей трибы *Brassicaceae* «носик» сочленяется со створковой частью плода посредством «седловидного сустава», что расценивается обычно как один из диагностических признаков данной трибы. К сожалению, Bauch ограничился изучением европейских крестоцветных. Лишь дальнейшие исследования могут пролить свет на возможность наличия этого феномена и у южно-африканских «носиковых», т. е. представителей триб *Chamireae* и *Heliophileae*.

На основании сказанного естественным является признание одной крупной трибы — *Brassicaceae* s. l. (= *Brassicaceae* s. str., *Chamireae*, *Heliophileae*). Фактически такое понимание трибы соответствует подгруппе «с» группы «В» Melchior. Признаки, диагностирующие трибу *Brassicaceae* s. l., плоды с «носиком» и сложенные семядоли свидетельствуют об определенном эволюционном уровне организации, являющемся следствием высокой специализации.

Основные очаги развития трибы в данном ее понимании — Средиземноморская, Сахаро-Синдская и Капская флористические области. Отсюда можно заключить, что на африканском континенте зафиксированы различные стадии мутаций, направленных в сторону реконструкции плода и увеличения семядолей крестоцветных, т. е. что здесь прослеживается развитие одной из ветвей адаптивной эволюции семейства. Правда, может вызвать сомнения дизъюнкция между Северной и Южной Африкой. Однако, как показал Hedge (1976) на примере родов *Matthiola* и *Erucastrum*, аналогичный разрыв ареала у крестоцветных наблюдается, и если он присущ отдельным родам, то не столь удивителен и для трибы.

Обратимся теперь к рассмотрению триб крестоцветных, считающихся примитивными. К их числу Janchen относит трибы *Stanleyae*, *Romanschulzieae* и *Streptanthae*, представители которых приурочены к Северной Америке, преимущественно к области Скалистых гор.

Модернизация этой части системы на более естественной основе проделана I. Al.-Shehbaz (1973) в его прекрасной монографии, посвященной роду *Thely-*

podium; эту монографию можно отнести к числу эталонных биосистематических исследований. После критического анализа предшествующих систем автор принимает одну трибу — *Thelypodieae* Prantl, включающую трибы *Stanleyeae*, *Romanschulzieae* и *Streptanthae*, а также роды *Thelypodium* Endl. и *Macropodium* R. Br., относимые Janchen к трибе *Sisymbrieae* в составе подтрибы *Thelypodinae*. Среди признаков, характеризующих трибу *Thelypodieae* в принятом им объеме, Al-Shehbaz приводит следующие: тычинки, выставляющиеся из венчика или нет; нектарный диск преимущественно низкий, плоский; плоды — вальковатые или сплюснутые параллельно перегородке длинные стручки, обычно сидящие на гинофоре; рыльце цельное или двулопастное; зародыш крае- или спинкокорешковый. Из них наиболее типичными для трибы *Thelypodieae* являются тычинки, превышающие околоцветник, и гинофор. Однако если в трибе *Brassicaceae* s. l. ее отличительные признаки (плодовый «носик» и тем или иным способом сложенные семяздоли) характерны для всех ее представителей, то у телиподиевых не всегда длинные тычинки скоррелированы с гинофором. В ряде случаев о принадлежности к данной трибе свидетельствует присутствие одного из этих ведущих признаков в сочетании с другими характерными чертами трибы. При этом необходимо отметить, что гинофор изредка встречается и у представителей триб *Brassicaceae* и *Sisymbrieae*, а длинные тычинки, выставляющиеся из венчика, присущи только трибе *Thelypodieae*.

Если рассматривать трибу *Thelypodieae* так же, как одно из направлений эволюции семейства, то для многих ее признаков должны прослеживаться параллельные с трибами *Sisymbrieae* s. l. и *Brassicaceae* s. l. ряды гомологичной изменчивости. С этих позиций для телиподиевых становятся допустимыми плоды не только в виде длинных стручков, но и короткие стручки и стручки как с широкой, так и с узкой перегородкой, а также нектарники не только в виде замкнутого кольца, но и раздельные. Такое понимание телиподиевых позволяет, как это будет видно ниже, еще несколько расширить границы этой трибы и включить в ее состав трибы *Pringleeae*, *Cremolobeae* и роды *Megadenia* Maxim. и *Borodinia* N. Busch.

Очерчивая круг родства примитивных крестоцветных, т. е. состав трибы *Thelypodieae*, и считая, что они приурочены исключительно к северному полушарию, Al-Shenbaz не соглашается с K. Prantl (1891), который крестоцветные южного полушария считает наиболее примитивными, относя к таковым род *Pringlea* Hook. f. Единственный представитель данного рода *P. antiscorbutica* R. Br. произрастает на приантарктических островах Кергелен и Крозе, расположенных в южной части Индийского океана. Для него очень типично колосовидное соцветие, как бы окутанное сильно выставляющимися тычинками.

Janchen вслед за Hayek (1911), выделившим этот вид в монотипную трибу *Pringleeae*, считает отсутствие гинофора, относительно короткие стручки и особенно нектарники, не образующие общего кольца, свидетельством продвинутости. Тем не менее это не может служить помехой для причисления трибы *Pringleeae* к телиподиевым, во-первых, потому, что имеется один из ведущих диагностических признаков — тычинки, превышающие венчик, в сочетании с рядом других характерных черт трибы (вальковатые стручки, спинкокорешковый зародыш). Во-вторых, продвинутость лишь подкрепляет четко сформулированное Janchen представление о морфологических рядах, соответствующих эволюции отдельных органов, которая, по его мнению, у крестоцветных направлена преимущественно в сторону редукции.

Сдерживающим фактором к объединению данных триб может служить дизъюнкция между Северной Америкой и островами Кергелен и Крозе. Однако этот разрыв несколько сглаживается благодаря включению в состав телиподиевых южно-американской трибы *Cremolobeae*.

Триба *Cremolobeae*, 6 родов которой приурочены преимущественно к Андам, характеризуется двойчатими стручками с узкой перегородкой; их створки образуют односемянные по-разному крылатые полуплодики. Janchen считает эту трибу очень изолированной от остальных триб крестоцветных и по строению плодов сильно продвинутой. В то же время для кремолобиевых типичны гинофор и более или менее чашевидно срастающиеся нектарники, что позволяет отнести трибу *Cremolobeae* к трибе *Thelypodieae* s. l. Что касается плодов, то

двойчатые стручочки с узкой перегородкой имеют своих многочисленных гомологов в трибах *Sisymbrieae* s. l. (лепидиевые) и *Brassicaceae* s. l. (*Schowwia*, *Psychine*). Правда, в этих трибах тип плода — стручочек — вообще широко представлен и при этом прослеживаются эволюционные ряды от стручка к стручочку, тогда как в предлагаемом здесь объеме трибы *Thelypodieae* стручочки, к тому же довольно специализированной конструкции, присущи лишь рассматриваемому родству. Но, к сожалению, мы ничего не знаем о вымерших формах, которые могут быть причиной кажущейся прерывистости эволюции этой ветви крестоцветных.

Другим примером крупномасштабной дизъюнкции, свидетельствующим о древних материковых связях, являются роды *Macropodium*, *Borodinia* и *Megadenia*. Род *Macropodium* считался единственным представителем трибы *Thelypodieae* на евразийском континенте (Al-Shehbaz, 1973). Два вида этого олиготипного рода известны из Центральной Азии, Центральной Сибири (*M. nivale* (Pall.) R. Br.) и с Дальнего Востока и из Японии (*M. pterospermum* Fr. Schmidt). Однако не вызывает сомнений принадлежность к телиподиевым и другого восточно-азиатского монотипного рода *Borodinia*. Единственный его представитель *B. tilingii* (Regel) Berkutenko, ранее известный лишь из Центральной Сибири, обнаружен и на Дальнем Востоке (Харкевич, 1975, 1981). На неясное систематическое положение *Borodinia* указывают как сам автор рода (Буш, 1931), так и С. С. Харкевич (1981) в своем обстоятельном сообщении. Ориентировочно Н. А. Буш относит род *Borodinia* к трибе *Hesperideae*, Харкевич — к *Alysseae* (по системе Janchen), т. е. оба они относят этот род к трибе *Sisymbrieae* s. l. (Аветисян, 1975, 1976). В то же время Харкевич первый обращает внимание на длину тычинок, которые у *Borodinia tilingii*, как и у представителей телиподиевых (у Харкевича — *Stanleyeae* и *Pringleeae*), превышают венчик. Именно благодаря длинным тычинкам и гинофору (гораздо более короткому в отличие от *Macropodium*) как ведущим диагностическим признакам трибы *Thelypodieae*, а также сросшимся нектарникам я причисляю род *Borodinia* к телиподиевым.

Обсуждая таксономические границы и состав трибы *Thelypodieae*, нельзя обойти и другой интересный олиготипный восточно-азиатский род *Megadenia*. Его ареал также охватывает Центральную Азию (*M. pygmaea* Maxim.), Центральную Сибирь (*M. bordunovii* M. Pop.) и Дальний Восток (*M. speluncarum* Vorobiev, Worosch. et Gorovoi). Представители этого рода — бесстебельные или почти бесстебельные однолетники с розеткой прикорневых листьев и прикорневым расположением цветков и плодов, при созревании пригибающихся на длинные плодоножках к земле. Общим обликом эти виды несколько напоминают австралийского геокарпика *Geococcus pusillus* Harv. из трибы *Sisymbrieae*, одногнездные зарывающиеся стручочки которого также сидят на плодоножках, отходящих от прикорневой розетки. Плоды *Megadenia* — двойчатые стручочки с очень узкой, толстой перегородкой, орешковидными односемянными отделяющимися створками, сидящие на очень коротком гинофоре, т. е. типа плодов трибы *Cremolobeae*. У последних на створках развиваются одно-многорядные крылья, у видов *Megadenia*, проявляющих тенденцию к геокарпии, створки плодов бескрылые. На близость *Megadenia* к *Cremolobeae* обратил внимание еще М. Г. Попов (1954). Он считал, что род *Megadenia*, с одной стороны, родствен представителям трибы *Cremolobeae*, с другой — *Lepidieae*, и предлагал выделить его в особую подтрибу лепидиевых — *Megadeniinae*, которая должна служить связующим звеном между этими трибами. Несомненно, *Megadenia* и по структуре плода и по наличию гинофора представляет собой один из элементов родства кремолобиевых, вместе с которыми и должен рассматриваться в составе трибы *Thelypodieae* s. l. Попов (1954 : 8) считал его «ни чем иным, как древнейшим палеогеновым типом крестоцветных, поскольку ее родственные связи прослеживаются как в Евразии, так и в Северной и Южной Америке». Тонкое чутье флорогенетика не изменило Попову и на этот раз — на самом деле такова география родства этого рода в составе трибы *Thelypodieae* s. l.

Заслуживает особого внимания общность ареалов родов *Macropodium*, *Borodinia* и *Megadenia*, представители которых известны из единичных местообитаний из Центральной Азии, Центральной Сибири и с Дальнего Востока. Как это было рассмотрено выше, их родственные связи направлены в сторону Америки,

Наиболее примечателен при этом тот факт, что эти связи иррадируют как в сторону Северной, так и Южной Америки, где соответственно Скалистые горы, с одной стороны, Анды — с другой, являются очагами автохтонного развития трибы *Thelypodieae*. Наличие в Восточной Азии представителей этих двух ветвей развития данной трибы свидетельствует о древнейших материковых связях и о том, что роды *Macropodium*, *Borodinia* и *Megadenia* несомненно являются осколками древних флор, сохранившимися в реликтовых рефугиумах.

Центром максимального морфологического разнообразия трибы *Thelypodieae* s. l. в настоящее время являются Скалистые горы, где сосредоточено наибольшее число эндемичных родов (более 10). Из них род *Stanleya* Nutt. Janchen находит наиболее приближающимся к облику гипотетического первичного крестоцветного. Он считает, что род *Stanleya* своими длинными тычинками, превышающими лепестки, длинным гинофором и сильно развитым нектарным кольцом, обнаруживающий сходство с родом *Cleome*, является связующим звеном между семействами *Brassicaceae* и *Capparaceae*. Поэтому именно трибу *Stanleyeae* он считает наиболее примитивной, осевой, от которой как в графическом изображении своей системы, так и в словесной ее интерпретации он выводит все остальные трибы крестоцветных.

Представление о том, что сем. *Brassicaceae* является дериватом сем. *Capparaceae* через подсем. *Cleomoideae*, имеет своих многочисленных приверженцев (Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1980). Однако известный брассиколог Hedge (1976) берет это под сомнение, как и весь комплекс примитивности, очерченный Janchen. Более того, крупнейший знаток «примитивных» крестоцветных R. Rolins в беседе с A. Cronquist высказал предположение, что сходство между *Stanleya* и *Cleome*, очевидно, свидетельствует больше о параллелизме и конвергенции, чем о родстве (Cronquist, 1981). Видимо, в пользу этого говорит и то, что основной областью расселения подсем. *Cleomoideae*, так же как и трибы *Thelypodieae* s. l., являются американские континенты, т. е. морфологическое сходство вполне может определяться общностью условий обитания предковых форм.

Близкое родство между семействами *Brassicaceae* и *Capparaceae*, подкрепляющееся и биохимической общностью, вряд ли можно оспаривать. Однако я также склонна рассматривать черты сходства между этими двумя крупными таксономическими подразделениями родственных семейств как свидетельство параллельного развития от общих гипотетических предков, а не как доказательство происхождения крестоцветных от каперовых. Поскольку при такой точке зрения морфологическая специфика телиподиевых приобретает адаптивную подоплеку, это скорее свидетельствует об их относительной продвинутости, чем примитивности.

Наконец, не охваченными данным обзором остались трибы *Schizopetaleae* и *Stenopetaleae* (по системе Janchen), выделение которых обусловлено лишь формой лепестков. Олиготипная триба *Schizopetaleae*, три рода которой приурочены к Чили, Северной Мексике, Калифорнии и Техасу, характеризуется перисторассеченными или бахромчатыми лепестками. У представителей этой трибы завязь сидячая, тычинки короче лепестков, плод стручок или стручочек без «носика», нектарники слитные или отдельные, семядоли плоские, зародыш спинно- или краекорешковый. Единственный род *Stenopetalum* R. Br. монотипной трибы *Stenopetaleae*, встречающийся только в Австралии, характеризуется нитевиднотлинейными длинными, вверх торчащими лепестками, сильно выступающими над плотно сжатыми чашелистиками. У этого рода также завязь сидячая, тычинки короткие, плод без «носика», нектарники отдельные, семядоли плоские, зародыш крае- или спиннокорешковый.

Из приведенной характеристики видно, что признаки обеих триб соответствуют признакам трибы *Sisymbrieae* s. l., эти трибы отличаются лишь формой лепестков. Как известно (Аветисян, 1976, таблица), триба *Sisymbrieae* s. l. обладает широким диапазоном варибельности многих признаков, поэтому узколинейные или рассеченные лепестки можно приписать общей пластичности морфологических структур гулявниковых. В частности, появление линейных лепестков у представителей рода *Stenopetalum*, очевидно, обусловлено характерной для этого рода клейстогамией (Shaw, 1972), в результате которой венчик утрачивает функцию привлечения насекомых. Что же касается биологии опыления

представителей трибы *Schizopetaleae*, то, к сожалению, в литературе не удалось найти об этом никаких сведений. Во всяком случае можно предположить, что здесь, наоборот, имеет место приспособление к конкретным опылителям, реагирующим именно на рассеченные лепестки.

Триба *Sisymbrieae* s. l. будучи широко представленной в умеренной и арктической зонах обоих полушарий имеет ряд эндемичных родов также в Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии, Африке. Например, в Австралии около 10 эндемичных родов этой трибы. Среди них род *Menkea* Lehm. довольно близок к роду *Stenopetalum* (Shaw, 1970, 1974), который в свою очередь нередко относят к кругу родства *Schizopetaleae* (Hayek, 1911). Следовательно, для включения триб *Schizopetaleae* и *Stenopetaleae* в состав трибы *Sisymbrieae* s. l. нет препятствий как со стороны их морфологической структуры, так и особенностей географической приуроченности.

Таким образом, данные морфобиогеографического анализа позволяют рассматривать крестоцветные в составе трех триб, по которым 15 триб Janchen распределяются следующим образом:

Sisymbrieae DC. s. l. (= *Sisymbrieae* s. str., *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae*, *Stenopetaleae*, *Schizopetaleae*);

Brassiceae s. l. (= *Brassiceae* s. str., *Chamireae*, *Heliophileae*);

Thelypodieae Prantl s. l. (= *Stanleyeae*, *Pringleae*, *Romanschulzieae*, *Streptanthaeae*, *Cremolobeae*, роды *Macropodium*, *Borodinia*, *Megadenia*).

Филогенетические взаимоотношения триб крестоцветных

Авторы ряда систем крестоцветных предлагают графические схемы, отражающие филетические связи между надродовыми таксонами, преимущественно трибами. За основу своих построений они, разумеется, берут те признаки, которые служили им для классификации. Поскольку используемые в этих целях признаки разнятся, то отличаются не только сами системы, но и характер родственных взаимоотношений между слагающими их элементами. В настоящем наиболее популярными являются системы Prantl (1891), Hayek (1911), Schulz (1936) и Janchen (1942) и соответственно предлагаемые ими схемы филогенеза триб и подтриб.

Prantl отражает родство между четырьмя установленными им трибами посредством филетических линий, связывающих отдельные подтрибы между трибами. Внутри каждой из триб он также прослеживает пути развития подтриб в виде дивергентных или последовательных связей. В основе филемы стоит подтриба *Stanleyinae* трибы *Thelypodieae*, от которой через трибу *Schizopetaleae* отходит триба *Hesperideae* и от последней — *Sinapeae*, т. е. намечен линейный филогенетический ряд. При этом если связи между подтрибами внутри каждой из триб преимущественно четкие, изображенные сплошной линией, то связи между трибами в основном условные (пунктир или вопросительный знак).

Hayek признает 10 триб. Основополагающую трибу *Thelypodieae* он посредством рода *Stanleya* связывает с сем. *Capparaceae*. От трибы *Thelypodieae* на его схеме радиально отходят трибы *Cremolobeae*, *Heliophileae*, *Pringleae*, *Schizopetaleae*, *Arabideae*. От последней трибы в свою очередь отходят *Alysseae*, *Lepidieae* и *Brassiceae* и, наконец, от *Brassiceae* — триба *Chamireae*. Таким образом, у Hayek намечены две основные узловые трибы *Thelypodieae* и *Arabideae*, irradiирующие остальные.

Schulz изобразил родственные отношения между установленными им 19 трибами в виде филогенетического древа с очередным расположением ветвей, соответствующих трибам, отходящим от центрального ствола. В основании древа у него находится триба *Pringleae*, венчает крону триба *Arabideae*.

Janchen расценивает свою систему как модернизированный вариант системы Hayek. Графическое изображение филогенетических связей между 15 признанными им трибами в основных своих чертах также совпадает с филемой Hayek. Находясь под влиянием гипноза о примитивности рода *Stanleya*, Janchen считает трибу *Stanleyeae* узловой (у Hayek *Thelypodieae*), от которой отходят, однако, не радиально, а последовательно все внеевразийские (кроме *Chamireae*) трибы и триба *Sisymbrieae* (у Hayek *Arabideae*). От последней в свою очередь

отходят все остальные трибы и, как и у Hayek, *Chamireae* через *Brassiceae*. Степень продвинутости триб отражается в последовательности и длине отходящих от центральной линии (*Stanleyae*—*Sisymbrieae*) ветвей.

Из рассмотренных филем наиболее отдалены от изображения естественных путей развития крестоцветных схемы Prantl и Schulz, что является следствием искусственности самих систем. В то же время в филогенетическом древе Schulz можно выявить элементы общности с предлагаемой здесь системой, а именно древо поддается разделению на три условных яруса, или «облака». Первый ярус (*Pringleae*, *Stanleyae*, *Romanschulzieae*, *Streptanthae*, *Cremolobeae*) соответствует трибе *Thelypodieae* s. l.; второй ярус (*Chamireae*, *Brassiceae*, *Heliophileae*) — трибе *Brassiceae* s. l.; наконец, третий ярус (*Schizopetaleae*, *Stenopetaleae*, *Lepidieae*, *Euclidieae*, *Sisymbrieae*, *Hesperideae*, *Lunarieae*, *Alysseae*, *Drabeae*, *Matthioleae*, *Arabideae*) — трибе *Sisymbrieae* s. l. Таким образом, несмотря на всю неприемлемость древа Schulz, практически отражающего линейное расположение триб, наиболее родственные (на мой взгляд) между собой трибы у него размещены рядом. Особенно это касается триб *Heliophileae*, *Chamireae* и *Brassiceae*, поскольку в остальных рассмотренных схемах *Heliophileae* соседствует с «примитивными» трибами, находясь в значительном отдалении от *Brassiceae*—*Chamireae*. Последняя филетическая связь прослеживается у Hayek и Janchen, а у Prantl подтрибы *Chamirinae* вместе с *Heliophilinae* находятся среди *Thelypodieae*. Что касается схем Hayek и Janchen. то, исключая родство *Brassiceae*—*Heliophileae*—*Chamireae*, своими филогенетическими «узлами» они подкрепляют предлагаемую мной систему.

Казалось бы, логическим завершением данного обзора должно быть новое графическое изображение филогенетических отношений между трибами крестоцветных в их принятом здесь объеме. Однако в этой связи хочу процитировать Попова (1940 : 31), который писал, что «филогению можно рассказать словами, но нельзя выразить графически, в системе». Я крайне далека от абсолютизации этой мысли и тем не менее свои представления о филогении крестоцветных предпочитаю облечь в словесную форму.

Среди современных крестоцветных прослеживаются три основные линии развития, соответствующие трем установленным трибам. Отличаясь признаками уровня, данные трибы проявляют между собой тесное родство, выражающееся в гомологичной изменчивости макро- и микропризнаков. Это свидетельствует об их параллельном развитии от общих, в геологическом прошлом, видимо, широко распространенных предковых форм, которые благодаря серии конкретных эколого-биологических импульсов на различных континентах мутировали самостоятельно. Вероятно, так можно объяснить приуроченность центров максимального морфологического разнообразия данных триб (*Sisymbrieae* s. l., *Brassiceae* s. l. и *Thelypodieae* s. l.) соответственно к Азии, Африке и Америке.

Как это было рассмотрено выше, традиционное представление о примитивности трибы *Thelypodieae* справедливо пошатнулось. Наоборот, гинофор и длинные тычинки у представителей типоподиевых и подсем. *Cletoideae* сем. *Capparidaceae*, от которого принято выводить крестоцветные посредством рода *Stanleya*, можно рассматривать как специализацию и свидетельство параллельной эволюции. Этим лишь подкрепляется теза о родстве данных семейств и общности их происхождения от вымерших предковых форм, поддерживаемая и эмбриологическими исследованиями (Родионова, 1982).

Усложненная структура плода трибы *Brassiceae* также несомненно является результатом специализации.

Следовательно, напрашивается вывод о наибольшей близости к анцестральным крестоцветным трибы *Sisymbrieae*, представители которой, видимо, благодаря оптимальной конструкции широко расселены по земному шару, как, очевидно, и гипотетические предковые формы крестоцветных.

Установление естественных таксонов высшего ранга является одним из уязвимых мест в таксономии. Степень их естественности в значительной мере зависит не только от объема информации о структурных особенностях таксонов

более низших рангов, но и от путей использования этой информации. Наиболее надежен по возможности полный охват диапазона изменчивости отдельных структур, увязанный с биологией растений, поскольку лишь на основании познания путей адаптации можно судить об истинных путях эволюции, тем самым об уровнях специализации. К сожалению, биологическая информация в отличие от структурной еще крайне скудна и, видимо, ее нехваткой объясняются основные затруднения в придании максимальной естественности системам. Другим немаловажным условием является выявление гомологичной изменчивости путем анализа всей существующей морфобиологической информации для таксонов одного и того же ранга, поскольку параллелизм в развитии при наличии специфических черт специализации (признаки уровня) также отражает естественность таксонов. Наконец, на примере крестоцветных еще раз можно судить и о значении хронологического анализа при построении системы семейства.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян В. Е. (1959). Случай аномалии цветков *Alliaria officinalis* Andr. и его значение для понимания морфологической структуры плода *Cruciferae*. Изв. АН АрмССР, биол. науки, 12, 12. — Аветисян В. Е. (1975). Некоторые комментарии к системе крестоцветных (*Brassicaceae*). Тез. докл. XII МБК, 1. — Аветисян В. Е. (1976). Некоторые модификации системы семейства *Brassicaceae*. Бот. ж., 61, 9. — Аветисян В. Е. (1980). Некоторые особенности расселения крестоцветных (*Brassicaceae*) в связи с их эволюцией. Бот. ж., 65, 6. — Аветисян В. Е. (1981). Сем. *Brassicaceae*. В кн.: Жизнь растений, 5 (2). М., Просвещение. — Буш Н. А. (1931). Род *Borodinia* N. Busch. В кн.: Флора Сибири и Дальнего Востока, 6. Л., Изд. АН СССР. — Попов М. Г. (1940). Опыт монографии рода *Eremostachys* Bunge. Нов. мем. МОИП, 19. — Попов М. Г. (1954). Два новых для флоры СССР рода покрытосеменных растений — *Mannagettia* N. Smith (*Orobanchaceae*) и *Megadenia* Maxim. (*Cruciferae*). Бот. материалы Герб. БИН АН СССР, 16. — Родионова Г. Б. (1982). Положение крестоцветных и родственных семейств в системе покрытосеменных по данным эмбриологии. Филогения высших растений. М., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Харкевич С. С. (1975). *Borodinia* N. Busch — новый род для советского Дальнего Востока (*Brassicaceae*). Бот. ж., 60, 8. — Харкевич С. С. (1981). *Borodinia baicalensis* N. Busch на Дальнем Востоке. Бюл. МОИП, отд. биол., 86, 6. — Al-Shehbaz I. A. (1973). The biosystematics of the genus *Thelypodium* (*Cruciferae*). Contrib. Gray Herb., 204. — Bauch R. (1941). Das Satteltgelenk der Brassiceen-Fruchte, seine systematische Bedeutung. Zeitschr. f. Bot., 375. — Cronquist A. (1981). An integrated system of classification of flowering plants. N. Y., Columbia Univ. Press. — Hayek A. (1911). Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. Beih. Bot. Centralbl., 27, 1. — Hedg. I. C. (1976). A systematic and geographical survey of Old World *Cruciferae*. In: J. Vaughan, A. J. McLeod, M. B. Jones. The biology and chemistry of the *Cruciferae*. London etc. — Janchen E. (1942). Das System der Cruciferen. Österr. Bot. Zeitschr., 91. — Kolbe K.-P. (1982). Serologische Untersuchungen zur Gliederung der *Brassicaceae*. Plant Syst. and Evol., 140. — Melchior H. (1964). *Cruciferae* (*Brassicaceae*). In: A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin. — Prantl K. (1891). *Cruciferae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 2. — Schulz O. E. (1936). *Cruciferae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 17b. — Shaw E. A. (1970). A revision of the genus *Menkea*. Contrib. Gray Herb., 200. — Shaw E. A. (1972). Revision of the *Stenopetalum* (*Cruciferae*). J. Arnold Arboretum, 51, 1. — Shaw E. A. (1974). Revision of the genera of *Cruciferae* native to Australia. Contrib. Gray Herb., 205. — Takhtajan A. L. (1980). Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). Bot. Rev., 46, 3.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 22 II 1983,

SUMMARY

By means of revealing the chief diagnostic characters which show the level of specialization, three main ways of the development have been established in the family *Brassicaceae*. These trends correspond to three tribes — *Sisymbrieae* DC. s. l., *Brassicaceae* s. l. and *Thelypodieae* Prantl s. l., between which parallelism in changeability of morphological structure is observed. For each of the tribes regions of distribution and centres of autochthon development are given. The tribes of E. Janchen (1942) among the given three tribes are distributed in the following way: *Sisymbrieae* s. l. (= *Sisymbrieae* s. str., *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae*, *Stenopetaleae*, *Schizopetaleae*); *Brassicaceae* s. l. (*Brassicaceae* s. s., *Chamireae*, *Heliophilleae*); *Thelypodieae* s. l. (= *Stanleyeae*, *Pringleae*, *Romanschulzieae*, *Streptanthaeae*, *Cremolobeae*). The genera *Megadenia* Maxim. and *Borodinia* N. Busch are also included into the tribe *Thelypodieae*.

УДК 581.48 : 631.175 (235.217)

Л. И. Носова

ПРОДУКЦИЯ СЕМЯН В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ ПОДУШКОВИДНЫХ РАСТЕНИЙ ПАМИРА

L. I. NOSOVA. PRODUCTION OF SEEDS IN COENOPOPULATIONS OF CUSHION-SHAPED PLANTS OF PAMIR

В характерных для высокогорий Памира ценопопуляциях качима головчатопетликового *Gypsophila capituliflora* и акантолимона диапенсиевидного *Acantholimon diapensioides* изучали потенциальную и реальную семенную продуктивность разновозрастных генеративных особей, периодичность плодоношения растений, урожай семян. Ценопопуляции продуцируют небольшое число семян, хотя потенциальные возможности растений достаточно велики.

Продукцию семян изучали у типичных для Восточного Памира подушковидных растений качима головчатопетликового *Gypsophila capituliflora* Rupr. (*Caryophyllaceae*) и акантолимона диапенсиевидного *Acantholimon diapensioides* Boiss. (*Limoniaceae*). Сведения об экологии цветения, опыления и особенностях формирования семян этих растений опубликованы ранее (Носова, 1979). Здесь рассматриваются зависимость семенной продуктивности и урожая семян в ценопопуляциях *G. capituliflora* и *A. diapensioides* от метеорологических условий сезона вегетации, связь продукции семян с возрастным состоянием особей и периодичность плодоношения особей. Исследования проводили в верхней части пояса высокогорных пустынь и пустынных степей и нижней — пояса высокогорных степей и подушечников (Ладыгина, 1977) в 1964—1974 гг. Продукцию семян изучали на склонах северной экспозиции в долине р. Чечекты. Наблюдения над особями *G. capituliflora* вели на высоте 3900 м над ур. м. в восточноковыльково-розовоцветковопопынном (*Artemisia rhodantha*+*Stipa orientalis*)¹ и восточноковыльково-головчатопетликовокачимовом сообществах (*G. capituliflora*+*S. orientalis*), над особями *A. diapensioides* — в восточноковыльково-розовоцветковопопынном (Носова, 1975) и розовоцветковопопынно-диапенсиевидноакантолимоновом сообществах (*A. diapensioides* — *A. rhodantha*) на высоте 3900 и в туркестано-ячменно-розовоцветковопопынном (*A. rhodantha*—*Hordeum turkestanicum*) на высоте 4100 м над ур. м.

В сообществах на изолированных площадках закладывали трансекты размером 1×50 м. На трансектах были выделены особи *G. capituliflora* и *A. diapensioides* в генеративном периоде развития и на основании диаметра подушек и соотношения живых и отмерших частей разделены на 4 возрастные группы: молодые (диаметр до 10 см), средневозрастные (диаметр 10—20 см), стареющие (диаметр 20—30 см у *G. capituliflora* и 20—40 (45) см у *A. diapensioides*; отмершая часть не превышает 20%) и старые растения (диаметр более 20 см у *G. capituliflora* и более 35—40 см у *A. diapensioides*; отмершая часть достигает у *G. capituliflora* 50%, у *A. diapensioides* — иногда более 50%). В каждой возрастной группе было заэтикетировано по 20 модельных растений. При фенологических наблюдениях, основанных на методике З. Г. Беспаловой, И. В. Борисовой (1963), И. В. Борисовой (1972), у каждой особи через 5—7 дней, а во время цветения и плодоношения растений через 3—4 дня подсчитывали число бутонизирующих, цветущих и плодоносящих побегов. Длину генеративных побегов и

¹ Латинские названия растений даны по «Определителю высших растений Бадахшана» С. С. Иконникова (1979).

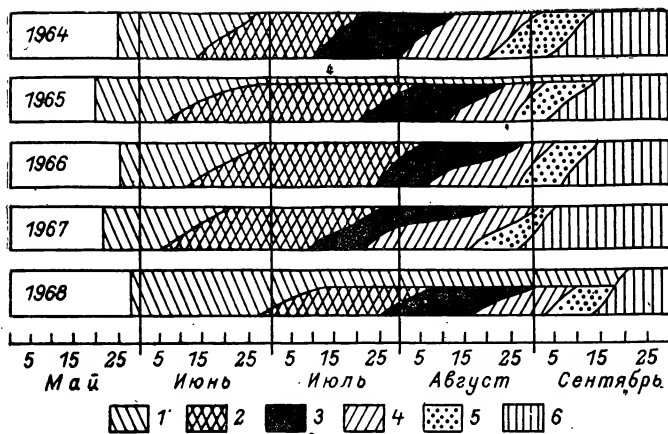


Рис. 1. Ход сезонного развития *Gypsophila capituliflora* в восточноковыльково-розовоцветково-полынном сообществе (3900 м над ур. м.).

1 — вегетация, 2 — бутонизация, 3 — цветение, 4 — плодоношение, 5 — осыпание семян, 6 — пожелтение листьев.

их соцветий измеряли при наступлении фазы плодоношения. Семенную продуктивность² изучали на модельных растениях путем определения числа генеративных побегов у особи, цветков и плодов на побеге, семян в плоде или на побеге в целом (Работнов, 1960). Число семяпочек подсчитывали в цветках и плодах неоткетированных особей. Урожай семян³ вычисляли отдельно для каждой возрастной группы умножением средней продуктивности особи на среднее число особей в пределах 1 м² и полученные результаты суммировали.

Метеорологические условия вегетационных сезонов 1964—1974 гг. были разными. Самым длительным теплым периодом с достаточно высокими среднесуточными температурами воздуха с июня по сентябрь отличается вегетационный сезон 1966 г., очень теплыми были июль и август в сравнительно влажном 1967 г. (Носова, 1972). Наиболее теплым и очень сухим оказался сезон 1973 г., когда среднесуточные температуры воздуха были выше, чем в предыдущие годы, и, по данным метеостанции в г. Мургабе (3573 м над ур. м.), составляли 15.6 в июле и 14.1° С в августе, поверхность почвы нагревалась до 59—62° и с середины июля до середины августа ночные заморозки были редкими. Холодными оказались вегетационные сезоны 1964 и 1968 гг. Холодным и сухим был сезон 1971 г., холодным (но с теплым июнем) и более влажным — сезон 1974 г., когда в июле и августе часто выпадали снег или град и среднесуточные температуры воздуха были ниже средней многолетней.

В высокогорьях Памира растения существуют в условиях недостатка тепла и влаги. Влага наиболее важна для них в конце весны и начале лета, к теплу растения требовательны на протяжении всего вегетационного периода, но особенно при прохождении основных генеративных фенофаз: бутонизации, цветения и плодоношения. В годы наблюдений, для которых характерны общая тенденция к некоторому похолоданию (Шнитников, 1975; Купецкий, 1977), а часте и сравнительно большое количество выпавших осадков, фактором, лимитирующим жизнедеятельность растений, оказалось тепло. Наиболее благоприятными для развития подушковидных растений были сезоны с более длительным теплым периодом. В такие сезоны отрастание генеративных побегов и бутонизация начинались в первых числах июня, зацвели особи в первых числах июля и основная масса цветков раскрылась в первые 10—15 дней, плоды начинали завязываться в первой декаде—середине июля, переход к массовому плодоношению

² Под семенной продуктивностью, следуя Т. А. Работнову (1960), понимали число семян, продуцируемых одним генеративным побегом или особью. Под реальной семенной продуктивностью понимали число полноценных семян, продуцируемых генеративным побегом или особью, под потенциальной — число семяпочек, развивающихся на генеративном побеге или у особи. Полноценными считали зрелые и неповрежденные семена нормальных размеров.

³ Под урожаем семян понимали число полноценных семян, продуцируемых особями на площади в 1 м².

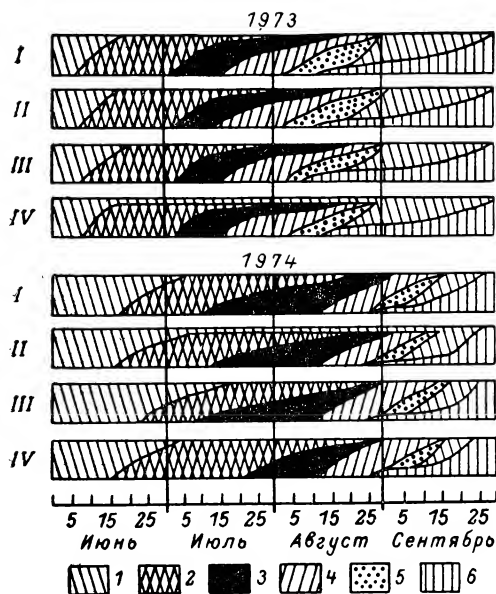


Рис. 2. Ход сезонного развития разновозрастных генеративных особей *Gypsophila capituliflora* в восточноковыльково-головчатоцветковокачимовом сообществе (3900 м над ур. м.).

Возрастное состояние особей: I — молодые, II — средневозрастные, III — стареющие, IV — старые. 1—6 — то же, что на рис. 1.

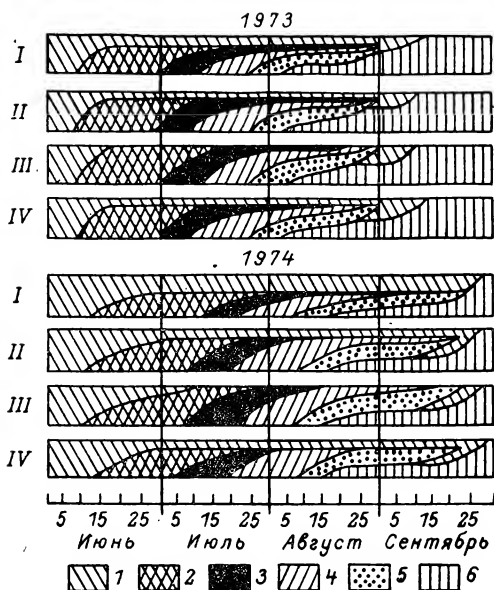


Рис. 3. Ход сезонного развития разновозрастных генеративных особей *Acantholimon diapensioides* в розовоцветковопопынно-диапенсиевидноакантолимоновом сообществе (3900 м над ур. м.).

Обозначения те же, что на рис. 2.

наблюдался на 7—10 дней раньше, чем обычно, и основная масса плодов в ценопопуляциях *A. diapensioides* созревала в последней декаде июля, в ценопопуляциях *G. capituliflora* — в первых числах августа (рис. 1—3). В очень благоприятные сезоны продолжительность цикла генеративных фаз развития оказывалась минимальной (около 80 дней), но продолжительность основных фенофаз обычно возрастала, так как в конце июля—августе наблюдалось, как правило, одновременное прохождение особями фаз цветения, плодоношения и даже осыпания семян. Подобная растянутость конечных стадий фаз цветения и плодоношения благоприятно сказывается на семенной продуктивности, поскольку успевают отцвести и завязать семена цветки, не готовые к раскрытию в период массового цветения, и созревает большая часть поздно завязавшихся семян. В холодные годы цветение растений начинается в более поздние сроки, цветки раскрываются очень вяло, особи вступают в фазу плодоношения поздно и недружно и большая часть формирующихся семян не успевает созреть до наступления холодных дней. Различия в сезонном развитии разновозрастных особей более существенны в неблагоприятные по погодным условиям сезоны. При этом реакция одновозрастных особей на погодные условия сезона вегетации неоднозначна. Так, в ценопопуляциях *G. capituliflora* цветение старых генеративных растений часто начиналось позднее, чем особей других возрастных групп, несколько запаздывало у них (на 1—3 дня) и начало фазы плодоношения, а в ценопопуляциях *A. diapensioides*, напротив, в неблагоприятном 1974 г. старые особи вступили в фазу цветения и плодоношения первыми, последними зацвели молодые растения (рис. 2, 3).

Продукция семян в ценопопуляции определяется числом особей, развивающих генеративные побеги, и продуктивностью этих особей. В ценопопуляциях подушковидных растений обе величины непостоянны, но размах их колебаний различен. Сравнительно мало изменилось в годы наблюдений число генеративных особей: генеративные побеги, как правило, развивались более чем у половины особей ценопопуляции, но очень изменчивой была семенная продуктивность особей (табл. 1, 2). В сезонном развитии генеративных особей *G. capituliflora* и *A. diapensioides*, конечным итогом которого является продуцирование

ТАБЛИЦА 4

Семенная продуктивность *Guzerhila capituliflora* в годы с разными метеорологическими условиями (восточнокавказско-головчатополетковскокашмовое сообщество)

Показатель	1971			1972			1973			1974		
	n	M ± m	lim _x	n	M ± m	lim _x	n	M ± m	lim _x	n	M ± m	lim _x
Число особей с генеративными побегами на 1 м ² , %	50	51 ± 2.9	28—100	50	86 ± 4.2	35—100	50	98 ± 3.8	50—100	50	96 ± 2.5	60—100
Число генеративных побегов на особь	41	6.0 ± 0.4	2—25	69	24 ± 1.3	2—68	78	41 ± 2.2	7—129	77	42.2 ± 0.7	1—81
Длина генеративного побега, см	200	3.6 ± 0.3	1—6.5	300	3.8 ± 0.2	2—8	800	6.5 ± 0.1	2—14.5	700	5.0 ± 0.1	1—14
Длина соцветия, см	200	1.0 ± 0.03	0.5—9.5	300	1.0 ± 0.03	0.5—8	800	1.9 ± 0.04	0.5—8.5	700	1.1 ± 0.03	0.5—6
Число цветков на побег	200	6.5 ± 0.1	1—12	300	4.8 ± 0.1	3—10	800	14.4 ± 0.2	1—40	700	14.5 ± 0.2	1—36
Число семян на особь	40	39 ± 3.2	5—140	40	115 ± 8.6	6—500	40	595 ± 40	10—10500	40	177 ± 12.4	15—2076
Число семян на побег	40	8.1 ± 6.9	6—108	40	60 ± 4.1	16—90	40	178 ± 9.8	7—520	40	172 ± 11	5—400
Число плодов на побег	200	486	0—8	—	1440	—	800	7298	0—28	700	2098	0—24
Число семян на особь	200	3.8 ± 0.1	0—47	—	—	—	800	8.9 ± 0.1	0—28	700	2.3 ± 0.03	0—24
Число семян всего	200	22.8 ± 2.1	0—47	—	—	—	—	368 ± 24	8—710	—	28.1 ± 2.0	0—1678
на побег	200	4.2 ± 0.1	0—11	—	—	—	200	31.2 ± 0.9	0—80	200	8.5 ± 0.3	0—61
на особь	200	25.2 ± 1.6	0—89	—	—	—	—	1279 ± 61	0—5910	—	104 ± 4.9	0—492
полноценных	200	2.0 ± 0.04	0—6	—	—	—	800	24.6 ± 0.6	0—65	700	2.6 ± 0.03	0—20
на побег	200	12 ± 1.0	0—63	—	—	—	—	1016 ± 79	0—5057	—	31.7 ± 2.2	0—160
на особь	—	58.5	—	—	—	—	—	61.8	—	—	15.8	—
Число цветков, завязавших плоды, %	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Число семян, завязавших семена, %	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
всего	—	5.2	—	—	—	—	—	17.5	—	—	4.9	—
полноценные	—	2.5	—	—	—	—	—	13.8	—	—	1.5	—

Примечание. Здесь и в табл. 2—4: n — число наблюдений, M — среднее арифметическое значение измеряемой величины, m — средняя квадратичная ошибка среднего арифметического, lim_x — минимальное и максимальное значения измеряемой величины. Прочерки показывают, что генеративные побеги сломаны во время ливня.

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность *Acantholimon diargensoides* в годы с разными метеорологическими условиями (розовоцветковополюнно-диапенсиевиднокантолимовое сообщество)

Год наблюдения	Число на особь												
	Число особей с генеративными побегами на 1 м ² , %		n	генеративных побегов			цветков			всего		ПОЛНОЦЕННЫХ	
				M ± m	lim _x	M ± m	lim _x	M ± m	lim _x	штук	% от числа цветков (семянпочек)		
M ± m	lim _x	M ± m	lim _x	M ± m	lim _x	M ± m	lim _x	M ± m	lim _x				
1971	54 ± 2.2	20—100	43	30.2 ± 2.2	1—250	40 ± 4.7	0—340	7.5 ± 0.7	0—44	3.2 ± 0.4	0—33	8.0 ± 1.9	
1972	92 ± 1.4	65—100	74	76.3 ± 4.4	1—320	111 ± 6.3	1—610	14.4 ± 0.7	1—172	9.6 ± 0.4	0—150	8.6 ± 0.8	
1973	90 ± 1.3	55—100	72	54.1 ± 2.6	1—290	90.5 ± 3.6	1—640	21.2 ± 0.9	1—328	17.7 ± 0.7	1—300	19.6 ± 1.4	
1974	78 ± 1.5	20—100	62	32.8 ± 2.0	1—270	50.9 ± 2.2	1—403	0.8 ± 0.03	0—3	0.08 ± 0.005	0—3	0.2 ± 0.02	

не созревают. Продуктивность побега, как показывают полученные данные, не связана с числом побегов у особи и не возрастает при уменьшении их числа. Максимальная и минимальная продуктивность побега наблюдалась как при большом, так и при малом числе генеративных побегов у особи.

Максимальная семенная продуктивность особей *G. capituliflora* отмечена в сезоны, когда погодные условия были благоприятными как для развития большого числа генеративных побегов, так и для достижения высокой потенциальной и реальной семенной продуктивности побега. Такие условия складывались в теплые вегетационные сезоны 1967 и 1973 гг. В 1967 г., по средним данным, реальная семенная продуктивность *G. capituliflora* в восточноковыльково-розовоцветковопопынном сообществе была более 2500 семян на особь: у особей в среднем насчитывалось около 90 генеративных побегов, а средняя продуктивность побега достигала 30 семян. В 1973 г. в восточноковыльково-головчатоцветково-качимовом сообществе хорошо развитые особи продуцировали более 5 тыс. полноценных семян (табл. 1). В годы с холодными вегетационными сезонами у особей *G. capituliflora* развивается меньше генеративных побегов и бывает низкой продуктивность побега, так как из-за позднего и недружного цветения так же поздно и недружно завязываются и формируются плоды и семена, не всегда успевая созреть до наступления сильных заморозков. В такие годы реальная семенная продуктивность особей уменьшается в десятки, сотни и тысячи раз, составляя 10—30 семян. В отдельные очень холодные сезоны зрелых семян в ценопопуляциях может не быть. Так, в 1968 г. крайне неблагоприятными оказались погодные условия в период цветения растений и, несмотря на значительное число генеративных побегов (в среднем 40 на особь), особи не продуцировали нормально развитых семян. В 1972 г. отсутствие семян объяснялось климатической аномалией: генеративные побеги были сломаны селями, возникшими в результате прошедшего в августе необычно сильного ливня. Поврежденных насекомыми семян в ценопопуляциях *G. capituliflora* встречалось очень мало; даже в годы с неблагоприятными погодными условиями их число редко превышало 2%. Особи *A. diapensioides* продуцируют более крупные семена, но в меньшем количестве, и годичные изменения их семенной продуктивности менее резки. В розовоцветковопопынно-диапенсиевидноакантолимоновом сообществе продуктивность *A. diapensioides* варьировала от 0 до 300 семян на особь (табл. 2). Для генеративного развития особей *A. diapensioides* также наиболее благоприятны сезоны со сравнительно длительным теплым периодом, но эти особи несколько более, чем особи *G. capituliflora*, требовательны к теплым дням в поздневесенний и раннелетний периоды. Модельные растения *A. diapensioides* не продуцировали семян в 1964 г., когда в мае и июне, в период отрастания генеративных побегов и бутонизации, температуры воздуха и почв оказались сравнительно низкими, и продуцировали их в очень неблагоприятном для роста и развития *G. capituliflora* 1968 г., в котором май и июнь были достаточно теплыми. Максимальная реальная продуктивность *A. diapensioides*, равная в среднем 170 семян на особь, отмечена в 1966 г. в туркестаноачменно-розовоцветковопопынном сообществе, распространенном в поясе высокогорных степей и подушечников.

Значительные изменения семенной продуктивности подушковидных растений связаны с влиянием на продукцию семян возрастного состояния особей. На протяжении большого жизненного цикла генеративные возможности растений не остаются постоянными и число продуцируемых ими семян варьирует. В ценопопуляциях *G. capituliflora* и *A. diapensioides* наиболее высока семенная продуктивность средневозрастных и стареющих особей (табл. 3, 4). Размер подушек этих растений, продолжительность жизни которых составляет обычно сотни лет, достаточно велик, и у них развивается максимальное число генеративных побегов. Значительно ниже семенная продуктивность молодых, только набирающих силу генеративных растений и старых, завершающих генеративный период развития. У молодых особей *G. capituliflora* достаточно высоки потенциальная и реальная продуктивность побега, а у молодых растений *A. diapensioides* лучше, чем у особей остальных возрастных групп, завязываются семена, но размеры молодых генеративных особей всегда малы и у них насчитывается немного генеративных побегов, поэтому продукция семян этих растений мала.

ТАБЛИЦА 3

Семенная продуктивность разновозрастных особей *Gurzhilia capituliflora*
(1971—1974 гг., восточноковыльско-головчатопыльчатковачиновое сообщество)

Показатель	Возрастное состояние особей									
	молодые			средневозрастные			старшеюшие			старые
	n	M $\pm$ m	lim _x	n	M $\pm$ m	lim _x	n	M $\pm$ m	lim _x	
Число особей с генеративными побегами на 1 м ² , %	200	88 $\pm$ 1.3	28—100	200	82 $\pm$ 1.7	50—100	200	90 $\pm$ 0.9	60—100	71 $\pm$ 1.8
Число генеративных побегов на особь	70	17.1 $\pm$ 1.0	2—79	66	20.1 $\pm$ 1.6	2—122	72	30.9 $\pm$ 1.6	2—129	15.4 $\pm$ 0.7
Длина генеративного побега, см	500	4.5 $\pm$ 0.1	2—20	500	4.6 $\pm$ 0.2	2—11.5	500	5.4 $\pm$ 0.1	1—14.5	4.4 $\pm$ 0.1
Длина соцветия, см	500	1.2 $\pm$ 0.03	0.5—9.5	500	1.3 $\pm$ 0.03	0.5—7	500	1.5 $\pm$ 0.04	0.5—8.5	1.1 $\pm$ 0.03
Число цветков на побег на особь	500	10.7 $\pm$ 0.2	2—50	500	10.6 $\pm$ 0.2	1—41	500	10.8 $\pm$ 0.2	1—40	8.5 $\pm$ 0.1
Число семян на побег на особь	40	183 $\pm$ 14	5—405	40	241 $\pm$ 24	6—800	40	371 $\pm$ 26	6—11200	150 $\pm$ 8.6
Число плодов на побег на особь	400	130 $\pm$ 9.8	12—520	40	132 $\pm$ 1.02	6—496	40	138 $\pm$ 8.5	6—510	180 $\pm$ 6.8
Число семян	400	2223	2—22	400	2653	—	500	4264	0—21	1663
Число плодов на побег на особь	400	5.4 $\pm$ 0.1	2—22	400	5.4 $\pm$ 0.1	1—19	500	5.7 $\pm$ 0.1	0—21	4.1 $\pm$ 0.05
Число семян	400	92.3 $\pm$ 7.0	4—382	400	108 $\pm$ 11	4—450	400	176 $\pm$ 12.3	3—610	63.1 $\pm$ 3.6
Число побегов на особь	400	15.1 $\pm$ 0.4	0—83	400	16.3 $\pm$ 0.6	0—98	400	17.6 $\pm$ 0.5	0—88	12.0 $\pm$ 0.3
Число полных побегов на особь	400	258 $\pm$ 26	0—251	400	321 $\pm$ 21	0—2950	400	544 $\pm$ 44	0—6100	185 $\pm$ 16
Число полных побегов на особь	400	9.5 $\pm$ 0.2	0—47	400	10.6 $\pm$ 0.2	0—65	500	11.6 $\pm$ 0.2	0—50	7.3 $\pm$ 0.1
Число цветков, завязавших плоды, %	400	167 $\pm$ 13	0—1570	400	213 $\pm$ 21.1	0—1980	500	358 $\pm$ 25	0—5060	112 $\pm$ 6.6
Число семян, завязавших семена, %		50.5			50.5			52.8		48.2
Число полных побегов		11.6			12.3			12.8		11.1
Число полных побегов		7.3			8.0			8.4		6.8

У старых генеративных особей, жизненный потенциал которых снижается, хуже завязываются плоды и семена, что уменьшает потенциальную и реальную продуктивность побега, но всегда, даже в тех случаях, когда существенную площадь подушки составляет отмершая часть, развивается значительное число генеративных побегов, и благодаря этому их семенная продуктивность оказывается близка семенной продуктивности молодых особей. В сезоны с неблагоприятными для цветения и плодоношения погодными условиями у старых особей, которые бывают более выносливы к воздействию низкой температуры воздуха, семена могут завязываться лучше, чем у молодых, что наблюдалось в 1974 г. в ценопопуляции *G. capituliflora*, когда число семяпочек, давших семена, составляло 3% у старых особей и 2 у молодых.

Потенциальная семенная продуктивность подушковидных растений всегда намного выше реальной: семена завязываются только у небольшой части цветков и семяпочек, и у еще меньшей — достигают стадии созревания. Значительный разрыв между потенциальной и реальной семенной продуктивностью наблюдался у особей *G. capituliflora* и *A. diapensioides* всех возрастных состояний и во все годы наблюдений (табл. 1—4). Разрыв заметно возрастал в сезоны с неблагоприятными погодными условиями, так как низкие температуры воздуха, часто отмечаемые на Памире в вегетационные сезоны, губительны для развивающихся репродуктивных органов. Гибель их происходит во всех стадиях развития: часть генеративных побегов засыхает, не достигнув стадии осыпания семян, не все цветки оплодотворяются и не все оплодотворенные цветки формируют плоды; не во всех плодах развиваются семена и не все развивающиеся семена вызревают. Наиболее существенны в этом процессе потери на стадии развития семяпочек, и наиболее велик разрыв между числом заложившихся семяпочек и числом продуцируемых семян, особенно зрелых (рис. 4).

Характерная черта особей *G. capituliflora* и *A. diapensioides* — способность к длительному непрерывному плодоношению. За 4- и 5-летний периоды наблюдений основная масса особей в ценопопуляциях не имела перерывов в цветении и плодоношении, т. е. все годы они развивали генеративные побеги и формиро-

ТАБЛИЦА 4

Семенная продуктивность разновозрастных особей *Acantholimon diapensioides* (1971—1974 гг., розовоцветковополюсно-диапенсиовидноакантолимоновое сообщество)

Возрастное состояние особей	Число на особь														
	Число особей с генеративными побегами на 1 м ² , %		n	генеративных побегов		цветков		всего		семян					
										штук		полноценных		% от числа цветков (семяпочек)	
M ± m	lim _x		M ± m	lim _x		M ± m	lim _x		M ± m	lim _x					
Молодые	64 ± 2.0	20—100	49	16.5 ± 1.2	1—80	22.4 ± 1.6	1—175	5.6 ± 0.5	0—32	3.8 ± 0.3	0—25	17 ± 2.5			
Средневозрастные	82 ± 1.9	30—100	66	67.8 ± 4.7	2—320	108 ± 5.1	2—490	14.5 ± 1.0	0—78	11.6 ± 0.7	0—60	11 ± 1.2			
Стареющие	90 ± 0.5	45—100	72	63.2 ± 3.0	2—310	98.6 ± 4.8	2—640	14.0 ± 0.8	0—338	12.0 ± 0.6	0—300	12 ± 1.2			
Старые	80 ± 1.8	20—100	64	45.9 ± 3.0	2—220	82.6 ± 4.5	2—300	5.9 ± 0.5	0—40	3.9 ± 0.3	0—29	5 ± 0.6			

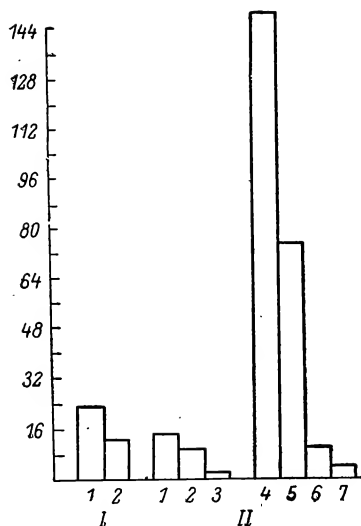


Рис. 4. Потенциальная и реальная семенная продуктивность особей *Gypsophila capituliflora* в восточноковыльково-головчатопыльцевом сообществе (1974 г., 3900 м над ур. м.).

I — среднее число генеративных побегов на особь 12 августа (1) и 7 сентября (2); II — среднее число на побег: цветков (1), развивающихся плодов (2), зрелых плодов (3), семян (4), заложённых в цветках (5) и развивающихся в плодах (6), сформировавшихся семян (7), зрелых и неповреждённых семян (7). На оси абсцисс — среднее число генеративных побегов, плодов, семян, заложённых в цветках и развивающихся в плодах, сформировавшихся семян на побег.

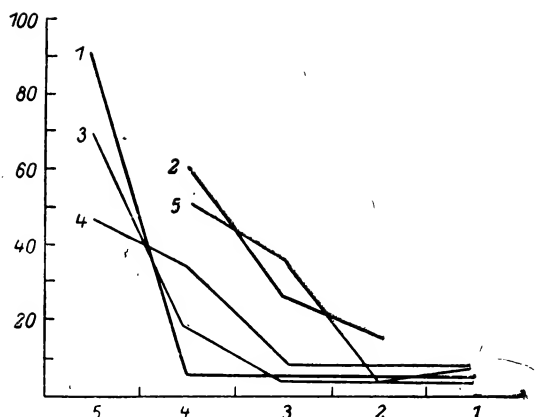


Рис. 5. Продолжительность непрерывного плодоношения подушковидных растений Памира.

Gypsophila capituliflora (3900 м над ур. м.): 1 — восточноковыльково-розовоцветковое сообщество (1964—1968 гг.); 2 — восточноковыльково-головчатопыльцевое сообщество (1971—1974 гг.); *Acantholimon diapensioides*: 3 — туркестаноячменно-розовоцветковое сообщество (4100 м над ур. м., 1964—1968 гг.), 4 — восточноковыльково-розовоцветковое сообщество (3900 м над ур. м., 1964—1968 гг.), 5 — розовоцветковое сообщество (3900 м над ур. м., 1971—1974 гг.). На оси абсцисс — период непрерывного плодоношения (годы), на оси ординат — число особей, %.

вали плоды (рис. 5). Биологические особенности *G. capituliflora* и *A. diapensioides* обуславливают длительный, значительно превышающий десятилетие период плодоношения. Перерывы, наблюдаемые в цветении и плодоношении подушковидных растений, наступали, как правило, в неблагоприятные для развития растений холодные вегетационные сезоны, особенно в сезоны с холодными поздневесенними и раннелетними днями, препятствующими развитию генеративных побегов. Влияет на наступление перерывов и возрастное состояние подушковидных растений. Наиболее длительное непрерывное плодоношение у средневозрастных и стареющих растений: за периоды наблюдений в этих возрастных группах плодоносило без перерыва от 70 до 100% особей. Продолжительность перерывов, наступающих в цветении и плодоношении средневозрастных и стареющих растений, не превышала 1 года. Наиболее длительные перерывы, достигающие 4 лет, отмечены в плодоношении старых генеративных особей. Молодым растениям свойственны менее продолжительные, но часто наступающие перерывы: большинство этих особей формировало плоды не более двух лет подряд. Помимо перерывов в развитии генеративных побегов и формировании плодов, у особей *G. capituliflora* и *A. diapensioides* отмечены перерывы в продуцировании зрелых семян, которые всегда являются результатом неблагоприятных погодных условий во время цветения и плодоношения растений и, вероятно, наступают несколько чаще.

Урожай семян в ценопопуляциях подушковидных растений невелик (табл. 5). В ценопопуляциях *G. capituliflora* он близок к урожаю семян *G. desertorum* (Bunge) Fenzl в сообществах Северной Гоби (Беспалова, 1974), однако на Памире наблюдаются значительные колебания величин урожая по годам и годы с максимальным урожаем резко выделяются. В ценопопуляциях *G. capituliflora* и *A. diapensioides* высокие урожаи отмечены в годы с теплыми вегетационными сезонами, в холодные годы число семян было незначительным или они отсутствовали вообще. Основную долю урожая в ценопопуляциях *G. capituliflora* составляли семена молодых генеративных растений, в ценопопуляциях *A. diapensioides* — средневозрастных и стареющих.

ТАБЛИЦА 5

Среднее число полноценных семян, продуцируемых на 1 м²
в ценопопуляциях подушковидных растений Памира в различных
сообществах

Год наблюдения	<i>Gypsophila capituliflora</i>	<i>Acantholimon diapensioides</i>	
	восточноковыльково-розовоцветково-попынное	восточноковыльково-розовоцветково-попынное	туркестаноячменно-розовоцветково-попынное
1964	22.8	0.0	3.2
1965	3.6	20.1	31.2
1966	8.2	27.4	12.1
1967	690.0	8.2	17.5
1968	0.0	12.2	8.9
	восточноковыльково-головачатоцветково-качимовое	розовоцветково-попынно-диапенсиено-видноакантолимоновое	
1971	54.7	3.6	
1972	0.0	0.06	
1973	3304.0	15.2	
1974	106.0	0.05	

Таким образом, продукция семян в ценопопуляциях долголетних подушковидных растений Памира невелика, но варьирует в достаточно больших пределах. В ценопопуляциях *G. capituliflora* реальная семенная продуктивность (число зрелых и неповрежденных семян) колебалась в 1964—1974 гг. от 0 до 6 тыс. семян на особь, составляя в среднем 450 семян, в ценопопуляциях *A. diapensioides* — от 0 до 300 семян на особь при средних значениях около 30. Наибольшие колебания величин семенной продуктивности возникают под влиянием экологических факторов, среди которых основная роль принадлежит метеорологическим условиям сезона вегетации. В холодных и засушливых высокогорьях Памира в годы наблюдений, когда средние температуры воздуха оказались ниже средней многолетней, а количество выпавших осадков превысило среднюю многолетнюю сумму, растения больше всего страдали от недостатка тепла, которое особенно необходимо им в фазы массовой бутонизации, цветения и плодоношения. Самыми благоприятными для развития растений были годы с относительно теплыми вегетационными сезонами. Максимальная семенная продуктивность отмечена в сезоны с наибольшим числом теплых дней.

Особь *G. capituliflora* и *A. diapensioides*, у которых сенильный период, вероятно, очень краток, а продолжительность жизни велика, способны продуцировать полноценные семена на протяжении многих десятков и даже сотен лет, но в течение этого времени число продуцируемых ими семян не остается постоянным. В онтогенезе растения мало изменяется продуктивность генеративного побега, заметно уменьшаясь лишь у старых генеративных особей, но существенно меняется способность особи развивать генеративные побеги, с наибольшей силой проявляющаяся в период расцвета ее генеративных возможностей. Семенная продуктивность разновозрастных генеративных особей различна, хотя в ходе их сезонного развития различия незначительны. Самыми продуктивными в ценопопуляциях *G. capituliflora* и *A. diapensioides* являются средневозрастные и стареющие особи, способные развивать наибольшее количество генеративных побегов. Продуктивность старых генеративных растений нередко близка к продуктивности молодых.

Плодоношение особей *G. capituliflora* и *A. diapensioides* на протяжении генеративного периода жизни не является непрерывным. Наблюдаемая при этом периодичность определяется биологическими особенностями растений, их воз-

растным состоянием и влиянием экологических факторов. Биологические особенности подушковидных растений, как выяснилось, позволяют им плодоносить без перерыва достаточно длительный срок: при 5- и 4-летних наблюдениях большинство особей в ценопопуляциях плодоносило без перерыва. Наиболее характерно длительное непрерывное плодоношение для средневозрастных и стареющих особей. Возможная длительность непрерывного плодоношения этих растений, вероятно, значительно превышает 10 лет. Под влиянием неблагоприятных погодных условий биологическая закономерность нарушается и перерывы в цветении и плодоношении подушковидных растений наступают чаще. Наиболее частые перерывы отмечены в цветении и плодоношении молодых растений, наиболее длительные (до 4 лет) — старых генеративных особей.

Несмотря на длительный генеративный период жизни и способность к продолжительному непрерывному плодоношению, подушковидные растения, вероятно, крайне редко используют свои потенциальные возможности достаточно полно. Для них характерен большой разрыв между потенциальной и реальной семенной продуктивностью: потенциальная продуктивность всегда намного выше реальной. В ценопопуляциях этих растений даже в наиболее благоприятные по погодным условиям сезоны зрелые семена формировались не более чем у 20% семяночек. В неблагоприятные годы число семяночек, развившихся в зрелые семена, редко превышало 1—2%. Вероятно, высокую потенциальную продуктивность подушковидных растений можно рассматривать как генетически заложенное приспособление, гарантирующее почти ежегодное продуцирование некоторого количества зрелых семян в суровых и очень неустойчивых погодных условиях вегетационных сезонов Памира, когда массовая гибель репродуктивных органов наблюдается на всех стадиях их развития. Слабое использование потенциальных репродуктивных возможностей, невысокая семенная продуктивность требуют меньшей затраты пластических веществ и меньше истощают растения, способствуя тем самым увеличению продолжительности их жизни.

Урожай семян, т. е. число зрелых и неповрежденных семян, продуцируемых растениями на 1 м², в годы наблюдений составлял в ценопопуляциях *G. capituliflora* в среднем 470 семян, в ценопопуляциях *A. diapensioides* — около 20, существенно возрастая в годы с теплыми вегетационными сезонами, благоприятными для развития генеративных побегов, формирования плодов и семян, и значительно снижаясь в холодные годы. В резких колебаниях величин урожая семян, вызываемых изменением температурных условий поверхности Земли, несомненно существует цикличность, связанная с цикличностью солнечной активности. Высокие урожаи, как правило, были связаны с годами повышенной солнечной активности, годы с пониженной солнечной активностью оказывались неурожайными (например, 1968 г.). Урожайные годы повторяются, вероятно, примерно раз в 5 лет, особо урожайные — значительно реже и особенно редкими бывают у более долголетнего растения *A. diapensioides*. Если в ближайшие десятилетия, т. е. в конце текущего и начале будущего столетий, будет наблюдаться, как предполагается (Купецкий, 1977), понижение солнечной активности, очень высоких урожаев в ценопопуляциях подушковидных растений в этот период ожидать трудно. Небольшая продукция семян с редкими относительно высокими урожаями является характерной для ценопопуляций долголетних подушковидных растений *G. capituliflora* и *A. diapensioides* и вполне обеспечивает их устойчивое существование в современных условиях Памира.

ЛИТЕРАТУРА

- Беспалова З. Г. (1974). Особенности цветения и плодоношения степных и пустынных растений Северной Гоби. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., Наука. — Беспалова З. Г., Борисова И. В. (1963). Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений. Бот. ж., 48, 9. — Борисова И. В. (1972). Сезонная динамика растительного сообщества. Полевая геоботаника, 4. Л., Наука. — Вознесенский В. Л. (1969). Первичная обработка экспериментальных данных. Л., Наука. — Иконников С. С. (1979). Определитель высших растений Бадахшана. Л., Наука. — Купецкий В. Н. (1977). О предикторной эффективности солнечных гомологов в долгосрочных гидрометеорологических прогнозах. Изв. ВГО, 109, 2. — Ладыгина Г. М. (1977). Вертикальное распределение раститель-

ности Восточного Памира. В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., Наука. — Н о с о в а Л. И. (1972). Урожай семян полыни розовоцветковой *Artemisia rhodanthae* Rurp. на Памире. Бот. ж., 57, 2. — Н о с о в а Л. И. (1975). Урожай семян и возобновление многолетников в полынных фитоценозах Памира. Бот. ж., 60, 10. — Н о с о в а Л. И. (1979). Особенности цветения и формирования семян в ценопопуляциях подушковидных растений Памира. Бот. ж., 64, 11. — Р а б о т н о в Т. А. (1960). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. Полевая геоботаника, 2. Л., Наука. — Ш и т н и к о в А. В. (1975). Колебания климата и общей увлажненности в XVIII—XX столетиях и их будущее. Изв. ВГО, 107, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VI 1982.

S U M M A R Y

The studies carried out in 1964—1974 on model plants of different ages allowed to establish that production of seeds in coenopopulations of *Gypsophila capituliflora* and *Acantholimon diapensioides* is not great, but under the influence of ecological factors it varies considerably. The average seed yield in coenopopulations of *G. capituliflora* was 470 seeds per 1 m², and about 20 seeds per 1 m² in *A. diapensioides*. The greatest amounts of seeds are produced in the years with warm vegetation seasons. The most productive are the middle-aged and the ageing individuals, which are as well remarkable for their prolonged and continuous fruiting. A considerable divergence between the potential and real seed productivity is observed in the plants of all ages.

УДК 58.08 : 581.5

О. Г. Чертов

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ВИДА НА ПРИМЕРЕ *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE)

O. G. CHERTOV. QUANTITATIVE APPROACH TO EVALUATION OF ECOLOGICAL PARAMETERS FOR SPECIES WITH SPECIAL REFERENCE TO *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE).

На основе анализа литературы выводятся следующие экологические параметры *Pinus sylvestris*: расход энергии ФАР на формирование прироста за вегетационный период с температурой более 5° — $1.5 \cdot 10^8$ ккал/т; биологическая продуктивность хвои при поступлении ФАР 25 ккал/см² за вегетационный период — 2.5 г прироста/г хвои; расход воды — в среднем 220 г H₂O/г хвои; транспирационный коэффициент — 250 г H₂O/г прироста; минимальная потребность в элементах питания: N — 3.5 , P — 0.4 , K — 1.0 , Ca — 1.4 , Mg — 0.4 кг/1000 кг прироста.

Потребность растения в определенном количестве энергии, воды и элементов питания для своего существования и роста генетически обусловлена и может служить показателем оценки экологических параметров вида. В географическом аспекте границы ареала определяют область, в пределах которой удовлетворяются потребности растения в энергии солнца и влаге, и амплитуда климатических условий ареала может служить интегральной оценкой для ряда экологических параметров вида. В геоботаническом аспекте к подобным оценкам относятся такие характеристики, как светолюбие и теневыносливость, ксеро-, гидро- и гигрофитность, а также олиго-, мезо- и эвтрофность. Кроме этих качественных характеристик Л. Г. Раменский создал экологические шкалы, которые содержат балльную оценку приуроченности 1400 видов к определенным градиентам богатства и влажности местообитаний (Раменский, 1938; Раменский и др., 1956). Шкалы Раменского имеют исключительно большое теоретическое и практическое значение и используются и в настоящее время (Федорчук, 1979; Федорчук и др., 1981, и др.).

С появлением количественных методов в экологии растений возникает необходимость в развитии шкал Раменского с переводом их с условной балльной оценки на количественные параметры, а именно — удельные расходы растением энергии фотосинтетически активной радиации (ФАР), воды и элементов питания на построение единицы биомассы. Материалом для поиска таких параметров могут служить данные по биологической продуктивности и биологическому круговороту. В качестве первого результата такой работы мы приводим данные по сосне обыкновенной *Pinus sylvestris* L., полученные при обобщении отечественных сводок.

Фотосинтетически активная радиация. Удельный расход энергии ФАР за вегетационный период с температурой выше 5° на построение единицы биомассы был рассчитан Г. Ф. Хильми (1976). При допущении, что обеспеченность фотосинтеза углекислотой не меняется, величина этого показателя γ с размерностью 10^8 ккал/т составила в сосняках I класса бонитета 2.8, II — 3.3, III — 4.2 (среднее значение 3.4, против 3.7 у ели и 1.6 у березы). За вычетом «энергии против почвенных сил» — в трактовке Р. Й. Флорова (1978), «энергии диссипации» — величина γ для сосны составил $1.5 \cdot 10^8$ ккал/т. Этот коэффициент был рассчитан для густых древостоев сосны с максимальным поглощением ФАР, и он может быть применен при энергетических расчетах

для насаждений. Применение его для несомкнутого полога и для отдельного растения сильно затруднено в связи со сложностью определения поверхности и освещенности хвои в кроне.

Более простым для использования может быть другой показатель — биологическая продуктивность хвои в граммах биомассы прироста на 1 г биомассы хвои в зависимости от прихода ФАР также при условии одинакового снабжения углекислотой. В табл. 1 приведены данные, характеризующие этот коэффициент; они показывают определенное повышение коэффициента продуктивности хвои в меридиональном направлении с севера на юг, однако изменение продуктивности хвои в связи с повышением прихода ФАР сравнительно невелико. Это связано с тем, что в табл. 1 приведены усредненные показатели для типов леса, расположенных довольно далеко от экологического оптимума, в которых продуктивность лимитируется не энергией ФАР, а эдафическими условиями. Справедливость подобного утверждения становится очевидной при рассмотрении этого коэффициента в ряду типов леса по данным Н. И. Казимирова с соавторами (1977)

Лишайнико- вый	Вересковый	Брусничный	Чернич- ный свежий	Чернич- ный влажный	Кустарниково- долгомошный	Багульниково- сфагновый
1.00	1.41	1.54	1.67	2.04	1.53	1.37

Необходимо отметить, что сосняк черничный влажный с продуктивностью хвои 2 г/г также не является предельно продуктивным сообществом в условиях Карелии. Это справедливо и для культур сосны 1а класса бонитета в Ульяновской обл., поэтому логично предположить, что определяемая энергией ФАР максимальная биологическая продуктивность хвои, соответствующая оптимальным эдафическим условиям, должна быть в 1.5—2 раза выше приведенных в табл. 1 величин. В качестве предварительной оценки в табл. 2 приведены

ТАБЛИЦА 1

Биологическая продуктивность хвои *Pinus sylvestris* (г/г) в разных географических районах

Географический район, возраст древостоя, тип леса	Число наблюдений <i>n</i>	Среднее значение $\bar{X}$	Ошибка среднего $\pm S\bar{X}$	Варьи- рование <i>V</i> , %	Литературные данные
Кольский п-ов, спелые и средневозрастные, чернич- ные и брусничные	3	(0.77) *	—	—	Казимиров и др., 1977; Манаков, 1978
Карелия и Финляндия, мо- лодняки брусничные, чер- ничные	7	1.48	0.186	33.2	Mäkönen, 1974; Казими- ров и др., 1977
Карелия, средневозрастные всего экологического ря- да типов леса	11	1.38	0.090	21.7	Казимиров и др., 1977
Карелия, спелые, чернич- ные и брусничные	5	0.89	0.094	23.5	» »
Валдай, молодняки, средне- возрастные, спелые, брус- ничные, кустарничково- сфагновые	5	1.10 **	0.145	29.5	Ватковский, 1976
Калининская обл., спелые, брусничные, долгомошные	3	(1.02)	—	—	Алексеев, 1975
Ульяновская обл., культу- ры 10—75 лет 1а класса бонитета	4	1.36 **	0.060	8.8	Уткин, Ермолова, 1979
Среднее Приангарье, сред- невозрастные и спелые, брусничные	3	(3.17)	—	—	Кулагина, 1978
Нижнее Приангарье, пере- стойные, разнотравные и брусничные	2	(0.74)	—	—	Лацинский, 1981

* Здесь и в табл. 2 и 3 в скобках указаны ориентировочные данные.

** Рассчитано только по приросту надземной части древостоя.

ТАБЛИЦА 2

Максимальная биологическая продуктивность хвой
Pinus sylvestris на европейской территории СССР

Зона	Поступление ФАР, ккал/см ² , за вегета- ционный период с температурой выше 5° *	Коэффициент продуктивности, г/г, за вегетацион- ный период
Лесотундра и север- ная тайга	15 20	1.0 1.5
Средняя и южная тайга	25 30	2.5 3.5
Смешанные леса и ле- состепь	35	(4.5)

* По В. А. Алексееву (1975).

рассчитанные с учетом этого допущения максимальные значения коэффициента для различных природных зон европейской территории СССР.

Важный экологический параметр — характеристика теневыносливости растения. Сосна относится к светолюбивым породам, поэтому, следуя Ю. Л. Цельникер (1978), снижение ее продуктивности при затенении аппроксимируется прямой, достигающей нулевого значения при некоторых предельных значениях ФАР. В. А. Алексеев (1975) приводит величины светового минимума, при котором коэффициент биологической продуктивности хвой *Pinus sylvestris* приближается к нулю: для подростов и сеянцев он составляет 7—12% от ФАР на открытом месте, в молодняках — 25—30, в средневозрастных — 45—60 и в спелых древостоях — 70%.

В о д а. Древостои сосны в различных природных зонах расходуют на транспирацию 180—365 мм влаги (Молчанов, 1953; Воронков, 1973; Рахманов, 1981), при этом первая величина характерна для засушливых лет, а последняя отражает потребление влаги в оптимальных условиях увлажнения. На основании этих данных Н. А. Воронков (1977) рассчитал удельный расход влаги на транспирацию хвой сосны — 220 г воды/г хвой за сезон в лесостепи. С учетом данных сводки В. В. Рахманова (1981) этот показатель для северной и средней тайги составит 180 г H₂O/г хвой, южной тайги и смешанных лесов — 220 и степной зоны — 250. В. Е. Рудаков (1979) предложил формулу для расчета расходов на транспирацию сосняков 6—150-летнего возраста в зонах недостаточного, умеренного и избыточного увлажнения: $T = 0.02M + 19$, где T — транспирация за вегетационный период, мм; M — масса свежей хвой древостоев сосны (кг/га). Предполагается, что при этих величинах расхода влаги вода не лимитирует продукционный процесс у сосны.

Более корректным показателем может служить транспирационный коэффициент — количество воды, расходуемое на синтез единицы биомассы прироста. Хильми (1976) рассчитал его по данным А. А. Молчанова (1953) и получил величину 250 г H₂O/г прироста. У С. Ф. Федорова (1977) приведены данные Линслея и Польстера — 213 и 300 (среднее — 257). Этих данных безусловно недостаточно, но в качестве первого приближения при расчетах можно пользоваться цифрой 250. Подчеркнем, что реальные расходы влаги древостоем сосны и отдельным деревом будут в 2—2.5 раза выше транспирационных из-за задержания осадков кроной и испарения воды с кроны и с поверхности почвы (Федоров, 1977).

Из других экологически важных параметров, характеризующих водный режим сосны, приведем следующие показатели из монографии А. Я. Орлова и С. П. Кошелькова (1971). Влажность завядания сосны равна максимальной гигроскопичности почвы. При давлении почвенной влаги до 10 атм потребление воды корнями не затруднено, при давлении в интервале от 10 до 28 атм сосущая сила корней снижается и при 28 атм вода прекращает поступать в корни. Сосна переносит подтопление почвы грунтовыми водами до поверхности в течение всего вегетационного периода, снижая продуктивность практически до нуля, но может выдерживать такое подтопление не более 2—3 лет подряд. Такое же

время сосна выдерживает и полное иссушение корнеобитаемого слоя почвы в вегетационный период (Воронков, 1973).

Для выявления влияния водного режима на продукционный процесс можно также использовать приблизительный расчет, предложенный Флоровым (1978): при наличии в почве влаги в интервале от полной полевой влагоемкости до влажности разрыва капилляров фотосинтез растения не лимитируется ею. В интервале от влажности разрыва капилляров до влажности завядания продукционный процесс снижается и прекращается при влажности завядания. Разделив продукционный период на отрезки с соответствующими значениями влажности, можно получить коэффициент пересчета на истинный продукционный период. В таежной зоне в этом расчете должны быть учтены и дни с подтоплением почвы до поверхности.

Э л е м е н т ы п и т а н и я. При анализе материалов, авторы которых указаны в табл. 1, установлены следующие расходы 5 основных элементов-биофилов на формирование прироста (табл. 3). Кроме расходов на общий прирост, в табл. 3 помещены данные для хвои, а также содержание элементов в опаде. При рассмотрении полученных величин можно сделать заключение, что потребность в элементах питания несколько меняется с возрастом будучи минимальной у средневозрастных древостоев, характеризующихся максимальными приростами древесины.

Так же существенно различаются и расходы элементов в различных географических районах, при этом наибольшая разница отмечается между данными для европейской и азиатской частей СССР — в Сибири все величины в 1.5—2 раза выше. На первый взгляд, это позволяет сделать заключение о различиях европейского и азиатского экотипов сосны. Однако если обратиться к данным прироста хвои, то выясняется, что различия по N, K и Mg статистически недостоверны, а увеличенное потребление P и особенно Ca легко объяснимо в связи с существенными различиями почвенных условий — карбонатностью лесных почв Приангарья.

Довольно постоянным является соотношение N, P, K, Ca и Mg в общем приросте — 10 : 1 : 4 : 4 : 1, в приросте хвои — 10 : 1 : 4 : 3 : 1.5, опаде — 9 : 1 : 4 : 4 : 1. При этом обращает на себя внимание большая концентрация элементов-биофилов в опаде по сравнению с приростом, что связано с большей долей хвои в составе опада.

В табл. 3 содержатся средние значения потребления элементов питания на прирост и опад. Однако для прогнозирования роста сосны важно знать минимальные возможные значения этих величин, реализуемые в условиях нехватки элементов питания, и максимальное потребление, имеющее место при избытке элемента в почве. Эти данные приведены в табл. 4. В отношении N максимумы и минимумы различаются не более чем в 2 раза, что касается других элементов, то разница значительно выше, и по Ca максимум потребления на порядок отличается от минимума. В целом минимальные значения приблизительно в 1.5 раза ниже средних величин и их можно считать удельными расходами элементов питания на формирование прироста.

В последнее время появились работы, в которых подчеркивается, что существующие методы определения биомассы деревьев сильно недооценивают биомассу тонких корней (Roberts, 1976; Santantonio et al., 1977; Persson, 1978), сходные материалы появились и в отечественной литературе (Манаков, 1978; Кулагина, 1978; Носова, Скиданов, 1980, и др.). Если это предположение подтвердится, то удельные расходы сосны на продукцию биомассы прироста и опада заметно возрастут, поскольку тонкие сосущие корни концентрируют в себе значительное количество элементов.

Зная величины потребления элементов питания на формирование единицы прироста, количество подвижных («доступных») элементов в аккумулятивной части профиля почвы ($A_0 + A_1 + A_2$, как правило, это 30 см слой) в начале вегетационного периода и скорость освобождения элементов при минерализации подстилки и гумуса за вегетационный период, можно рассчитать прирост по обеспеченности элементами питания.

Перечисленные экологические параметры открывают перспективы количественной оценки вклада факторов среды в формирование прироста *Pinus sylve-*

ТАБЛИЦА 3

Расходы элементов питания на формирование общего прироста, прироста хвои и опада
Pinus sylvestris (кг элемента на 1000 кг прироста или опада)

Древостой	Географический район	N			P			K			Ca			Mg			
		n	$\bar{X}$	$\pm S_{\bar{X}}$	V, %	n	$\bar{X}$	$\pm S_{\bar{X}}$	V, %	n	$\bar{X}$	$\pm S_{\bar{X}}$	V, %	n	$\bar{X}$	$\pm S_{\bar{X}}$	V, %

Общий прирост																					
Молодняки Средневозраст- ные Спелые и пе- рестойные	Карелия, Финляндия	7	4.41	0.172	10.3	7	0.52	0.026	13.3	7	1.98	0.218	29.0	7	2.17	0.302	36.8	4	0.49	0.015	6.2
	Карелия	12	3.55	0.179	17.5	12	0.33	0.034	35.9	12	1.41	0.139	34.2	12	1.46	0.122	28.9	12	0.51	0.027	18.2
	Приангарье	2	(6.12)	—	—	2	(1.20)	—	—	2	(3.24)	—	—	2	(6.55)	—	—	2	(1.78)	—	—
	Кольский п-ов	2	(6.38)	—	—	2	(0.69)	—	—	2	(3.32)	—	—	2	(2.53)	—	—	2	(0.82)	—	—
	Карелия	5	4.53	0.148	7.3	5	0.51	0.019	8.4	5	1.76	0.188	23.9	5	2.00	0.271	30.3	5	0.48	0.010	4.5
	Приангарье	3	(6.52)	—	—	3	(1.25)	—	—	3	(2.28)	—	—	3	(6.89)	—	—	3	(1.75)	—	—
Всех возраст- ных групп	Кольский п-ов	3	(9.70)	—	—	3	(1.24)	—	—	3	(4.27)	—	—	3	(3.70)	—	—	3	(1.37)	—	—
	Карелия, Финляндия	13	11.40	0.40	12.7	13	1.14	0.068	21.4	13	4.80	0.230	21.7	13	3.02	0.146	17.4	10	1.56	0.153	31.1
	Приангарье	5	12.6	2.50	44.5	5	2.21	0.344	34.9	5	4.84	0.739	34.2	5	7.23	1.304	40.2	5	1.12	0.198	39.5
О п а д																					
Молодняки Средневозраст- ные Спелые и пере- стойные	Карелия, Финляндия	6	7.18	0.707	13.9	6	0.91	0.042	1.1	6	3.34	0.429	31.5	6	3.02	0.246	20.0	3	(0.70)	—	—
	Карелия	12	5.49	0.320	20.2	12	0.55	0.065	40.7	12	2.39	0.263	38.1	12	1.91	0.138	25.0	12	0.76	0.043	19.6
	Приангарье	2	(6.54)	—	—	2	(1.29)	—	—	2	(3.86)	—	—	2	(7.25)	—	—	2	(1.54)	—	—
	Кольский п-ов	2	(5.80)	—	—	2	(0.43)	—	—	2	(1.24)	—	—	2	(2.54)	—	—	2	(0.84)	—	—
	Карелия	5	4.91	0.198	9.0	5	0.56	0.008	3.5	5	1.95	0.234	26.8	5	2.09	0.238	25.6	5	0.52	0.004	1.9
	Приангарье	3	(6.22)	—	—	3	(0.89)	—	—	3	(2.44)	—	—	3	(5.08)	—	—	3	(1.23)	—	—
Всех возраст- ных групп	Кольский п-ов	3	(9.70)	—	—	3	(1.24)	—	—	3	(4.27)	—	—	3	(3.70)	—	—	3	(1.37)	—	—
	Карелия, Финляндия	13	11.40	0.40	12.7	13	1.14	0.068	21.4	13	4.80	0.230	21.7	13	3.02	0.146	17.4	10	1.56	0.153	31.1
	Приангарье	5	12.6	2.50	44.5	5	2.21	0.344	34.9	5	4.84	0.739	34.2	5	7.23	1.304	40.2	5	1.12	0.198	39.5
Молодняки Средневозраст- ные Спелые и пере- стойные	Карелия, Финляндия	6	7.18	0.707	13.9	6	0.91	0.042	1.1	6	3.34	0.429	31.5	6	3.02	0.246	20.0	3	(0.70)	—	—
	Карелия	12	5.49	0.320	20.2	12	0.55	0.065	40.7	12	2.39	0.263	38.1	12	1.91	0.138	25.0	12	0.76	0.043	19.6
	Приангарье	2	(6.54)	—	—	2	(1.29)	—	—	2	(3.86)	—	—	2	(7.25)	—	—	2	(1.54)	—	—
	Кольский п-ов	2	(5.80)	—	—	2	(0.43)	—	—	2	(1.24)	—	—	2	(2.54)	—	—	2	(0.84)	—	—
	Карелия	5	4.91	0.198	9.0	5	0.56	0.008	3.5	5	1.95	0.234	26.8	5	2.09	0.238	25.6	5	0.52	0.004	1.9
	Приангарье	3	(6.22)	—	—	3	(0.89)	—	—	3	(2.44)	—	—	3	(5.08)	—	—	3	(1.23)	—	—
Всех возраст- ных групп	Кольский п-ов	3	(9.70)	—	—	3	(1.24)	—	—	3	(4.27)	—	—	3	(3.70)	—	—	3	(1.37)	—	—
	Карелия, Финляндия	13	11.40	0.40	12.7	13	1.14	0.068	21.4	13	4.80	0.230	21.7	13	3.02	0.146	17.4	10	1.56	0.153	31.1
	Приангарье	5	12.6	2.50	44.5	5	2.21	0.344	34.9	5	4.84	0.739	34.2	5	7.23	1.304	40.2	5	1.12	0.198	39.5
Молодняки Средневозраст- ные Спелые и пере- стойные	Карелия, Финляндия	6	7.18	0.707	13.9	6	0.91	0.042	1.1	6	3.34	0.429	31.5	6	3.02	0.246	20.0	3	(0.70)	—	—
	Карелия	12	5.49	0.320	20.2	12	0.55	0.065	40.7	12	2.39	0.263	38.1	12	1.91	0.138	25.0	12	0.76	0.043	19.6
	Приангарье	2	(6.54)	—	—	2	(1.29)	—	—	2	(3.86)	—	—	2	(7.25)	—	—	2	(1.54)	—	—
	Кольский п-ов	2	(5.80)	—	—	2	(0.43)	—	—	2	(1.24)	—	—	2	(2.54)	—	—	2	(0.84)	—	—
	Карелия	5	4.91	0.198	9.0	5	0.56	0.008	3.5	5	1.95	0.234	26.8	5	2.09	0.238	25.6	5	0.52	0.004	1.9
	Приангарье	3	(6.22)	—	—	3	(0.89)	—	—	3	(2.44)	—	—	3	(5.08)	—	—	3	(1.23)	—	—
Всех возраст- ных групп	Кольский п-ов	3	(9.70)	—	—	3	(1.24)	—	—	3	(4.27)	—	—	3	(3.70)	—	—	3	(1.37)	—	—
	Карелия, Финляндия	13	11.40	0.40	12.7	13	1.14	0.068	21.4	13	4.80	0.230	21.7	13	3.02	0.146	17.4	10	1.56	0.153	31.1
	Приангарье	5	12.6	2.50	44.5	5	2.21	0.344	34.9	5	4.84	0.739	34.2	5	7.23	1.304	40.2	5	1.12	0.198	39.5
Молодняки Средневозраст- ные Спелые и пере- стойные	Карелия, Финляндия	6	7.18	0.707	13.9	6	0.91	0.042	1.1	6	3.34	0.429	31.5	6	3.02	0.246	20.0	3	(0.70)	—	—
	Карелия	12	5.49	0.320	20.2	12	0.55	0.065	40.7	12	2.39	0.263	38.1	12	1.91	0.138	25.0	12	0.76	0.043	19.6
	Приангарье	2	(6.54)	—	—	2	(1.29)	—	—	2	(3.86)	—	—	2	(7.25)	—	—	2	(1.54)	—	—
	Кольский п-ов	2	(5.80)	—	—	2	(0.43)	—	—	2	(1.24)	—	—	2	(2.54)	—	—	2	(0.84)	—	—
	Карелия	5	4.91	0.198	9.0	5	0.56	0.008	3.5	5	1.95	0.234	26.8	5	2.09	0.238	25.6	5	0.52	0.004	1.9
	Приангарье	3	(6.22)	—	—	3	(0.89)	—	—	3	(2.44)	—	—	3	(5.08)	—	—	3	(1.23)	—	—
Всех возраст- ных групп	Кольский п-ов	3	(9.70)	—	—	3	(1.24)	—	—	3	(4.27)	—	—	3	(3.70)	—	—	3	(1.37)	—	—
	Карелия, Финляндия	13	11.40	0.40	12.7	13	1.14	0.068	21.4	13	4.80	0.230	21.7	13	3.02	0.146	17.4	10	1.56	0.153	31.1
	Приангарье	5	12.6	2.50	44.5	5	2.21	0.344	34.9	5	4.84	0.739	34.2	5	7.23	1.304	40.2	5	1.12	0.198	39.5

ТАБЛИЦА 4

Минимумы и максимумы потребления *Pinus sylvestris* элементов питания на прирост (числитель) и опад (знаменатель) (кг элемента на 1000 кг биомассы)

Древостой	N	P	K	Ca	Mg
Минимумы					
Молодняки	3.7	0.4	1.1	1.4	0.5
	5.9	0.8	1.9	2.1	0.7
Средневозрастные	2.7	0.2	0.6	0.7	0.4
	3.9	0.3	1.2	1.2	0.6
Приспевающие и спелые	4.1	0.4	1.4	1.5	0.4
	4.4	0.3	1.2	1.7	0.5
Максимумы					
Молодняки	5.2	0.6	2.6	3.6	0.5
	8.3	1.0	4.2	3.7	0.7
Средневозрастные	6.9	1.3	3.8	7.6	1.8
	8.1	1.3	4.6	8.6	2.0
Приспевающие и спелые	7.8	1.8	4.5	9.5	2.0
	7.7	1.3	3.3	7.3	1.5

stris и функционирование сосновых экосистем. Осуществление такой работы должно проводиться с использованием закона минимума Ю. Либиха (1936), в соответствии с которым рост растения определяется фактором, находящимся в минимуме, — будь то энергия ФАР, вода или один из элементов питания. В конечном итоге такие параметры совершенно необходимы для построения имитационных моделей роста отдельного дерева и динамики лесных экосистем.

Значительный объем накопленных данных по биологической продуктивности позволяет в настоящее время получить количественные параметры для целого ряда древесных растений и для многих растений нижних ярусов лесных сообществ. Для однолетних культурных растений эта задача, имеющая в данном случае важное практическое значение, может быть решена наиболее быстро.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. А. (1975). Световой режим леса. Л., Наука. — Ватковский О. С. (1976). Анализ формирования первичной продуктивности лесов. М., Наука. — Воронков Н. А. (1973). Влагооборот и влагообеспеченность сосновых насаждений. М., Лесная промышленность. — Воронков Н. А. (1977). Влагообеспеченность сосновых насаждений в связи с проблемой их устойчивости. В кн.: Научные основы облесения и сельскохозяйственного освоения песков. М., Колос. — Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М. (1977). Обмен веществ и энергии в сосновых лесах европейского Севера. Л., Наука. — Кулагина М. А. (1978). Биологическая продуктивность сосняков и круговорот макроэлементов. В кн.: Продуктивность сосновых лесов. М., Наука. — Лащинский Н. Н. (1981). Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск, Наука. — Либих Ю. (1936). Химия в приложении к земледелию и физиологии. М.; Л., Огиз—Сельхозгиз. — Мананов К. Н. (1978). Продуктивность и биологический круговорот в сосновых лесах. В кн.: Биологическая продуктивность и обмен в лесных биогеоценозах Кольского полуострова. Апатиты, Кольск. фил. АН СССР. — Молчанов А. А. (1953). Сосновый лес и влага. М., Изд. АН СССР. — Носова Л. М., Скиданов И. М. (1980). Подземная фитомасса сосновых культур Подмосковья. В кн.: Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М., Наука. — Орлов А. Я., Кошельков С. П. (1971). Почвенная экология сосны. М., Наука. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз. — Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижилов А. Н., Антипин Н. А. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., Сельхозгиз. — Рахманов В. В. (1981). Лесная гидрология. М., Изд. ВИНТИ. — Рудаков В. Е. (1979). О независимости соотношения между величинами транспирации и массы хвои у сосны обыкновенной от погодных условий. Изв. ВГО,

111, 2. — Уткин А. И., Ермолова Л. С. (1979). Биологическая продуктивность культур сосны обыкновенной в Ульяновском Поволжье. Лесоведение, 3. — Федоров С. Ф. (1977). Исследование элементов водного баланса в лесной зоне Европейской территории СССР. Л., Гидрометеиздат. — Федорчук В. Н. (1979). О распознавании лесотипологических единиц. Лесоведение, 4. — Федорчук В. Н., Мельницкая Г. Б., Захаров Е. В. (1981). Определение типов производных лесов. Методические указания. Л. — Флоров Р. И. (1978). Исследования по применению неравновесной термодинамики в растительной физиологии и экологии. Автореф. докт. дис. М. — Хильми Г. Ф. (1976). Энергетика и продуктивность растительного покрова суши. Л., Гидрометеиздат. — Целыникер Ю. Л. (1978). Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., Наука. — Mälikönen E. (1974). Annual primary production and nutrient cycle in some Scots pine stands. Commun. Inst. forest. Fenniae, 84, 5. — Persson H. (1978). Root dynamics in a young Scots pine stand in Central Sweden. OIKOS, 30, 3. — Roberts J. (1976). A study of root distribution and growth in a *Pinus sylvestris* L. (Scots pine) plantation in East Anglia. Plant and Soil, 44, 4. — Santantonio D., Hermann R. K., Overton W. S. (1977). Root biomass studies in forest ecosystems. Pedobiologia, 17, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 23 XI 1981.

S U M M A R Y

The concepts of specific discharge of PhAR energy, water and nutrients for constructing the unit of biomass increment are proposed. On the basis of the analysis of published data on biological productivity the above mentioned parameters are established for *Pinus sylvestris*: PhAR energy discharge throughout vegetation period with t° more than 5° equals to $1.5 \cdot 10^8$ ccal/t of dry matter; biological productivity of needles with PhAR-25 ccal/sm² throughout vegetation period equals to 2.5 gramm of increment per 1 gramm of needles; water discharge for transpiration is average 220 gramm/gramm of needles; transpiration coefficient is 250 gramms of water per 1 gramm of increment; minimal nutrients requirement is N — 3.5, P — 0.4, K — 1.0, Ca — 1.4, Mg — 0.4 Kg/1000 Kg of increment.

УДК 581.036.3 : 581.45 : 581.132 : 582.542.2 : 582.542.1

И. М. Кислюк, М. Д. Васьковский, Л. С. Буболо, Т. В. Палеева

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ И ФОТОСИНТЕЗ *CAREX LUGENS* (CYPERACEAE) И *ARCTAGROSTIS* *ARUNDINACEA* (POACEAE)

I. M. KISLYUK, M. D. VASKOVSKY, L. S. BUBOLO, T. V. PALEEVA. THE EFFECT OF TEMPERATURE ON THE LEAF STRUCTURE AND PHOTOSYNTHESIS IN *CAREX LUGENS* (CYPERACEAE) AND *ARCTAGROSTIS ARUNDINACEA* (POACEAE)

На о. Врангеля растения *Carex lugens* и *Arctagrostis arundinacea* были пересажены в начале июля из тундры в камеры с температурой воздуха 28/20 °С (день/ночь). Сравнение структуры листьев растений из естественных местообитаний и из теплых камер, проведенное в начале августа, показало, что у обоих видов наиболее развитые листья растений из тундры в конце вегетационного периода имеют признаки молодых, не закончивших рост. Их пластинки короче и толще, сырой и сухой вес единицы площади больше, эпидермальные клетки короче и выше, чем у листьев растений, содержащихся в тепле. У *C. lugens* клетки мезофилла листьев растений из тундры крупнее, менее вакуолизированы, более насыщены цитоплазмой, эндоплазматическим ретикулулом и митохондриями. Потенциальная интенсивность фотосинтеза при расчете на единицу площади листьев выше у растений из естественных местообитаний: у *C. lugens* в основном из-за большего числа хлоропластов, приходящегося на единицу площади, у *A. arundinacea* — из-за более высокой активности хлоропластов. Температурный оптимум потенциальной интенсивности фотосинтеза у растений в тундре ниже, чем у растений из теплых камер. Описанные структурные и физиологические особенности листьев растений исследованных видов, растущих в естественных условиях, обеспечивают высокую интенсивность фотосинтеза в широком диапазоне температур. Высокая потенциальная интенсивность фотосинтеза листьев компенсирует редукцию суммарной площади листьев растения.

В предыдущей работе (Кислюк, Васьковский, 1981) было показано, что некоторые морфологические и физиологические особенности листьев растений Арктики, отражающие их приспособление к короткому и холодному лету, являются результатом непосредственного влияния низкой температуры в период вегетации, так как они закономерно изменяются при повышении температуры в экспериментальных условиях. Пересадка *Alopecurus alpinus* и *Polemonium boreale* в фазе начала колошения и в фазе бутонизации из тундры (о. Врангеля) в камеры с температурой воздуха 28/20 °С (день/ночь) привела к изменению температурной зависимости интенсивности фотосинтеза и темнового дыхания: к повышению температуры максимальной интенсивности, к уменьшению способности к фотосинтезу и дыханию при низкой температуре и к увеличению этой способности при высокой температуре. Содержание растений в тепле вызвало также снижение интенсивности этих процессов при выражении ее на единицу площади листьев, к уменьшению сырого и сухого веса единицы площади листьев.

В настоящей работе излагаются результаты сравнения структуры листьев и температурной зависимости потенциальной интенсивности фотосинтеза у растущих в естественных условиях в тундре о. Врангеля и у пересаженных в теплые камеры растений *Carex lugens* и *Arctagrostis arundinacea*. Целью исследования была оценка состояния листьев этих растений в их естественных местообитаниях и выяснение адаптивного значения их структурных и функциональных особенностей.

Работу проводили летом 1980 г. на о. Врангеля в районе бухты Роджерса (70° с. ш., 178° з. д.), который относится к южной полосе арктических тундр (Александрова, 1977). По данным метеостанции, расположенной в бухте Роджерса, среднесуточная температура июля в 1980 г. была 2.0 °С. Мы проводили работу в прибрежной тундре на пологом склоне южной экспозиции — около 10 м над ур. м. Среднесуточная температура приземного слоя воздуха на уровне основной массы листьев, по нашим наблюдениям, была в июле на выбранном участке 4.6, средняя максимальная температура 14.2, абсолютный максимум 24.8, средняя минимальная 1.5, абсолютный минимум — 1.0 °С.

Были исследованы растения *Carex lugens* Н. Т. Holm осоки блестящей — арктического вида, доминирующего в разных типах арктической тундры, и *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal арктополевицы тростниковой — доминанта сообществ на дренированных, прогреваемых участках. Растения были выкопаны в начале июля: *C. lugens* — в переувлажненной пятнистой осоковой тундре, *A. arundinacea* — в суглинистой злаковой тундре. Вместе с комом почвы они были пересажены в деревянные ящики и помещены в камеры из плексигласа. В камерах поддерживалась температура 28/20° с термопериодом 12 ч. Освещение было естественным, растения периодически поливали.

Исследовали самые крупные, обычно третьи-четвертые (считая снизу) листья вегетативных побегов. Потенциальную интенсивность фотосинтеза определяли 1—6 августа на срезанных листьях радиометрическим методом по включению C^{14} при насыщающей (1—0.3%) концентрации CO_2 и удельной активности 0.5 мКи/л CO_2 (Вознесенский и др., 1965). Экспозиция в атмосфере $C^{14}O_2$ равнялась 10 мин при заданной температуре, интенсивность света от двух ламп ДРЛ 250 Вт — 80 тыс. лк. Листья помещали на сетчатую подложку, температуру нижней поверхности листа контролировали с помощью микроэлектротермометра.

В течение июля и первой декады августа измеряли длину листьев и стеблей у растений в тундре и в теплых камерах. 1—2 августа по общепринятой методике определили сырой и сухой вес единицы площади листьев и зафиксировали материал для исследования под световым и электронным микроскопом.

Толщину листа измеряли на фотографиях с 10-кратным увеличением срезов, сделанных в средней части листовых пластинок, зафиксированных в смеси Гаммалунда. Учитывая сложную форму листа, его толщину оценивали по жилке и между жилками.

Число хлоропластов в клетке и общее число хлорофиллоносных клеток на единицу поверхности листа определяли по методике А. Т. Мокроносова и Р. А. Борзенковой (1978).

Для электронно-микроскопического анализа высечки из средней части листовых пластинок фиксировали глутаровым альдегидом и четырехокисью осмия и заливали в аралдит. Относительные объемы отдельных структур в хлоропластах определяли точечным методом (Глаголев, 1933; Стефанов, 1974).

В таблицах приведены средние величины и стандартные отклонения средних. Достоверность различий оценивали по *t*-критерию для $P=0.05$.

Результаты исследования

Растения *C. lugens* и *A. arundinacea* были пересажены из тундры в камеры с температурой воздуха 28/20° 8 июля. Растения *C. lugens* цвели, *A. arundinacea* еще не начинали колоситься. Вегетативные побеги обоих растений к этому времени имели по 3—4 листа.

Измерения, проведенные в течение июля, показали, что в тундре у обоих видов первые листья полностью, а вторые в основном закончили свой рост к началу июля. В течение июля у них происходило медленное удлинение третьих-четвертых (верхних) листьев, на вегетативных побегах выдвинулся из влагалища нижних листьев еще один лист, на генеративных побегах *A. arundinacea* резко удлинился стебель.

ТАБЛИЦА 1

Структурные особенности листьев вегетативных побегов растений из тундры и теплой камеры

Признак	<i>Carex lugens</i>		<i>Arctagrostis arundinacea</i>	
	тундра	камера с 8 июля по 1 августа	тундра	камера с 8 июля по 1 августа
Число листьев на стебле	4—5	5	4—5	5—6
Длина листьев, мм				
второго снизу	6.8 ± 0.2	10.0 ± 0.3	30.0 ± 3.5	63.0 ± 7.6
третьего	6.3 ± 0.2	9.5 ± 0.3	99.0 ± 8.3	132.0 ± 9.8
четвертого	4.1 ± 0.5	6.1 ± 0.2	149.0 ± 6.5	166.0 ± 6.8
пятого	—	—	112.0 ± 16.0	154.0 ± 11.0
Толщина листа, мкм				
по жилке	180 ± 7	150 ± 5	320 ± 10	220 ± 14
между жилками	130 ± 7	100 ± 2	140 ± 3	110 ± 5
Сырой вес листа, г/дм ²	1.85 ± 0.05	1.62 ± 0.05	1.96 ± 0.08	1.56 ± 0.06
Сухой вес листа, г/дм ²	0.58 ± 0.04	0.45 ± 0.03	0.48 ± 0.03	0.38 ± 0.01
Отношение сухого веса к сырому, %	31	28	24	24
Число устьиц, шт./мм ²	194 ± 9	160 ± 4	59 ± 3	47 ± 5
Число палисадных клеток в субэпидермальном слое, млн./дм ²	49.4 ± 2.7	62.5 ± 3.9	—	—
Число хлорофиллоносных клеток на единицу площади, млн./дм ²	244.9 ± 5.5	174.5 ± 2.9	40.7 ± 0.8	39.1 ± 0.8
Число хлоропластов в клетке, шт.	16 ± 0.14	19 ± 0.21	47 ± 0.86	52 ± 0.95
Число хлоропластов на единицу площади, млн./дм ²	3918.4 ± 94.8	3315.5 ± 66.0	1912.9 ± 50.1	2033.2 ± 55.3

Растения, помещенные в камеры с повышенной температурой воздуха, сразу же стали интенсивно расти. У них сократилась продолжительность фенотаз, ускорилось появление новых листьев на вегетативных побегах. В течение первых нескольких дней пребывания в тепле у *A. arundinacea* полностью исчез антоциан из эпидермальных клеток листьев и колосковых чешуй.

К началу августа, т. е. к концу вегетационного периода для позднецветущих видов прибрежной тундры о. Врангеля, верхние, самые крупные и развитые листья растений из естественных местообитаний отличались по ряду морфологических и анатомических признаков от таких же листьев растений, находившихся в теплых камерах в течение трех недель (табл. 1).

У растений обоих видов в результате пребывания в тепле пластинки листьев (кроме первых и у части растений, кроме вторых) стали значительно длиннее, чем у растений в тундре. Листья растений из тундры были толще, чем в камерах. При этом по числу слоев клеток листа не различались. Как и следовало ожидать, более тонкие листья опытных растений имели меньший сырой и сухой вес единицы площади. Отношение сухого веса к сырому у листьев растений из тундры и из камер было одинаково.

Меньшая толщина листа при его активном удлинении в тепле связана с ростовыми реакциями его тканей на повышение температуры. Клетки эпидермы в тепле вытягиваются и уплощаются, что видно на срезах листьев под световым микроскопом. Об удлинении эпидермальных клеток свидетельствует также меньшее число устьиц на единицу поверхности листа у растений обоих видов в камерах (табл. 1).

Клетки палисадной паренхимы реагируют на повышение температуры иначе. У *C. lugens* они мельче в листьях растений, помещенных в тепло. Это видно на препаратах и обнаруживается при подсчете числа субэпидермальных клеток на единицу поверхности листа. Эти данные говорят о том, что палисадные клетки во время пребывания растений в тепле делились. Расчет числа клеток на лист обнаруживает однократное деление.

Вместе с тем общее число хлорофиллоносных клеток, приходящееся на единицу поверхности листа по всей его толщине, у *C. lugens* в камере уменьшается, что связано с увеличением относительного объема воздухоносных полостей. У *A. arundinacea* число клеток мезофилла на единицу поверхности не изменяется. Однако резкое удлинение листовой пластинки, сопровождающееся удлинением

эпидермальных клеток, при отсутствии достоверного увеличения размеров клеток мезофилла говорит об их делении под влиянием высокой температуры.

У обоих видов число хлоропластов в одной клетке у растений, помещенных в камеры, больше, чем у растений в тундре. Это означает, что в тепле произошло деление хлоропластов. Однако число хлоропластов, приходящееся на единицу площади листа, у *A. arundinacea* примерно одинаково у растений, находившихся при разных температурных режимах, а у *C. lugens* этот показатель выше у растений из тундры. Этот результат объясняется более плотной упаковкой клеток мезофилла в листьях в естественных условиях, что связано с торможением растяжения клеток эпидермы (и, возможно, некоторых других тканей).

Результаты электронно-микроскопического анализа листьев *C. lugens* дополняют наблюдения, проведенные с помощью светового микроскопа. Они показывают, что в теплой камере листья имеют более уплотненные эпидермальные клетки с менее толстой кутикулой. Их палисадные клетки мельче, но они более вакуолизированы, чем аналогичные клетки растений в тундре. Палисадные клетки растений, постоянно находившихся в тундре, богаче цитоплазмой (рис. 1, А; 2, А — см. вклейки). Они более насыщены органеллами, в частности эндоплазматическим ретикулумом. Число митохондрий в них также больше: на один поперечный срез субэпидермальной клетки листа растений из тундры приходится в среднем 14, растений из камеры — 8 митохондрий.

Существенные различия в строении митохондрий в клетках растений двух вариантов не были отмечены, а структура хлоропластов различалась весьма четко (табл. 2; рис. 1, В; 2, В).

ТАБЛИЦА 2

Относительный объем (в процентах) структурных компонентов хлоропластов листьев *Carex lugens* *

Место произрастания	Строма	Ламеллярная система	Крахмальные зерна	Пластоглобулы
Тундра	54	42	0	4
Камера (с 8 июля)	27	63	4	6

* Листья были зафиксированы 1 VIII 1980.

В хлоропластах растений, выдержанных три недели в тепле, появляются крахмальные зерна, которые практически полностью отсутствуют у растений в естественных местообитаниях. У них также возрастает относительный объем пластоглобул, которые становятся светлее. В тепле происходит увеличение числа тилакоидов относительно стромы в основном за счет появления дополнительного количества гран с малым (2—4) числом тилакоидов. Для хлоропластов растений, содержащихся в тепле, характерно также небольшое разбухание тилакоидов (рис. 2, В).

Потенциальная интенсивность фотосинтеза, измеренная при оптимальной для каждого варианта температуре и рассчитанная на весовые единицы, не различается у растений одного вида, выдержанных в разных условиях (табл. 3). При расчете интенсивности фотосинтеза на единицу площади листьев она оказывается более высокой у растений из естественных местообитаний. Именно на этом показателе — максимальной интенсивности фотосинтеза, приходящейся на единицу площади, — сказываются особенности структуры листьев. Растения *C. lugens*, постоянно находившиеся в тундре, имеют более высокую интенсивность фотосинтеза в основном за счет большого числа хлоропластов, приходящихся на единицу площади листа. Отметим близость таких параметров, рассчитанных на 1 дм² листьев: у *C. lugens*, взятой из тундры, потенциальная интенсивность фотосинтеза выше на 22%, число хлоропластов — больше на 15%, чем у растений, выдержанных в тепле. Расчет потенциальной интенсивности фотосинтеза на один хлоропласт показывает, что у *C. lugens* хлоропласты растений из тундры имеют приблизительно такую же активность, что и хлоропласты растений из камеры (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Потенциальная интенсивность фотосинтеза у растений из естественных местообитаний и из теплых камер *

Единица измерения	<i>Carex lugens</i>		<i>Arctagrostis arundinacea</i>	
	тундра	камера с 8 июля	тундра	камера с 8 июля
мг CO_2 /г сух. веса · ч	92 ± 8	92 ± 8	134 ± 12	120 ± 10
мг CO_2 /г сыр. веса · ч	28 ± 2	26 ± 2	32 ± 3	28 ± 2
мг CO_2 /дм ² · ч	54 ± 3	42 ± 2	64 ± 3	46 ± 3
млн. молекул CO_2 /хлоропласт · с	52 ± 3	48 ± 2	128 ± 10	88 ± 8

* Фотосинтез измеряли 1—6 VIII 1980 у *C. lugens* при 25 и 30 °С у растений из тундры и из камеры соответственно, у *A. arundinacea* — при 20 и 25 °С в течение 10 мин, при концентрации CO_2 около 1%, освещенности 90 тыс. лк.

У *A. arundinacea* в естественных условиях потенциальная интенсивность фотосинтеза в расчете на единицу площади листьев выше, чем при содержании в тепле, на 28%. Однако число хлоропластов на единицу поверхности почти не изменяется. Расчет показывает, что активность хлоропластов растений из тундры на 32% выше, чем хлоропластов растений из камеры. Очевидно, это является основной причиной различия в интенсивности фотосинтеза, выраженной на единицу площади листа.

Высокая потенциальная интенсивность фотосинтеза единицы площади листа растений в тундре, по нашим расчетам, полностью компенсирует более слабое (примерно на 30% у обоих видов) развитие у них суммарной площади листьев. Потенциальная интенсивность фотосинтеза при оптимальной температуре при расчете на одно растение практически одинакова для растений, находившихся при разных температурных режимах.

Содержание растений в тепле привело к адекватному изменению температурной зависимости потенциальной интенсивности фотосинтеза (рис. 3, 4). Зона оптимума сдвинулась в область более высоких температур. Способность к фотосинтезу при супероптимальных температурах повысилась: при 10-минутных экспозициях у растений обоих видов из естественных местообитаний интенсивность фотосинтеза при 45° составляет 15—35% максимальной, а у растений из теплых камер — 40—50%. Эти данные, а также расположение других точек температурной кривой говорят о повышении теплоустойчивости процесса фотосинтеза. Одновременно у растений, выдержанных в тепле, произошло уменьшение способности к фотосинтезу при субоптимальных температурах: интенсивность фотосинтеза при 10° у растений из тундры составляет в среднем 65, у растений из камер — 36% максимальной.

Как следует из рис. 3, 4, листья растений обоих видов в естественных местообитаниях могут фотосинтезировать при низкой температуре значительно более интенсивно, чем листья растений, содержащихся в тепле. Это происходит как за счет повышенной способности к фотосинтезу при низкой температуре, так и за счет большей потенциальной интенсивности фотосинтеза. Последнее свойство позволяет им, несмотря на сниженную теплоустойчивость, фотосинтезировать при супероптимальных температурах не менее интенсивно, чем листьям растений, акклиматизированным к повышенной температуре.

Обсуждение результатов

Полученные данные могут быть использованы прежде всего для оценки состояния листьев растений в естественных местообитаниях в Арктике. Оба изученных вида — доминанты в сообществах, характерных для арктической тундры. Они относятся к позднecветущим видам, для обоих характерен длительный рост листьев.

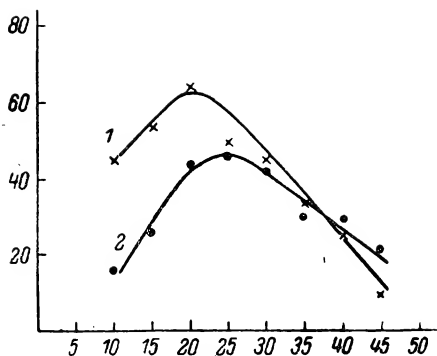


Рис. 3. Температурная зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза листьев растений *Carex lugens* из естественного местообитания (тундра о. Врангеля) (1) и выдержанных при 28/20° (2).

По оси абсцисс — температура 10 мин экспозиции в атмосфере $C^{14}O_2$ (°C), по оси ординат — интенсивность фотосинтеза (мг $CO_2/dm^2 \cdot ч$). Фотосинтез измерен 1—6 VIII, в теплые камеры растения были пересажены из тундры 8 VII 1980.

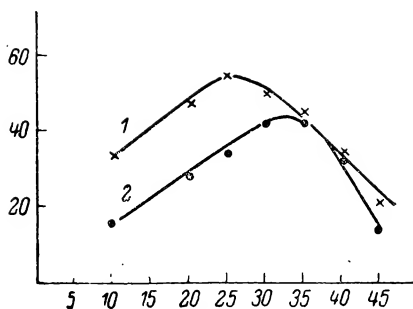


Рис. 4. Температурная зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза листьев растений *Arctagrostis arundinacea* из естественного местообитания тундры о. Врангеля (1) и выдержанных при 28/20° (2).

■ Обозначения те же, что и на рис. 3.

Проведенные исследования показали, что в приморской тундре о. Врангеля в конце вегетационного периода у плодоносящих растений осоки блестящей и арктополевиды тростниковой самые крупные развитые листья имеют признаки молодых, не закончивших рост. Большинство листьев у обоих видов в естественных условиях не достигает своей предельной длины. Низкая температура тормозит различные этапы онтогенеза клеток в разных тканях листа. Эпидермальные клетки растений в тундре не заканчивают растяжения. Уменьшение размера палисадных клеток и увеличение степени их вакуолизации, произошедшие у растений *C. lugens*, перенесенных из тундры на три недели в теплую камеру, указывают на то, что в естественных условиях происходит задержка деления и дифференцировки этих клеток. По-видимому, этим можно объяснить свойственные по крайней мере некоторым арктическим растениям крупноклетность мезофилла, повышенную насыщенность клеток цитоплазмой и органоидами (Мирославов, Буболо, 1980).

К тому времени, когда растения *C. lugens*, находящиеся в наиболее открытых и незащищенных участках тундры, уже начинают желтеть из-за усиливающихся заморозков, хлоропласты в листьях еще не тронутых морозом растений сохраняют структуру молодых пластид. Относительно небольшой объем ламеллярной системы и осмиофильных глобул характерен для хлоропластов растущего листа. Несомненным признаком начинающегося старения являются разбухшие тилакоиды в хлоропластах растений из теплой камеры. Аналогичные различия между хлоропластами закончивших рост и растущих листьев были описаны, в частности, у пшеницы (Дунаева, 1979а, б; Дунаева, Галеева, 1980).

Наличие крахмальных зерен также более характерно для зрелых, чем для молодых хлоропластов. Однако основная причина появления крахмальных зерен в хлоропластах растений, выдержанных в тепле, при почти полном отсутствии их у растений в тундре заключается в том, что, как показал В. И. Пьянков (1978), у изученных им растений о. Врангеля (среди которых, правда, не было *C. lugens*) при низких температурах в естественных условиях доминируют ранние продукты фотосинтеза, а при повышении температуры, даже очень кратковременном, возрастает количество конечных продуктов — сахарозы и особенно крахмала.

Более толстые листья с крупными клетками хлоренхимы часто формируются у растений при пониженной температуре. Это наблюдалось и у теплолюбивых растений, например у фасоли (Peet et al., 1977), огурца (Чугунова и др., 1980), и у таких устойчивых к холоду растений, как озимая рожь (Huner et al., 1981). Правда, в некоторых случаях окружающая температура не оказывает влияния

на толщину и анатомическое строение листа, например у *Nerium oleander* (Björkman et al., 1978).

Более толстые листья с относительно высоким весом единицы площади образуются также под влиянием более сильного освещения (Цельникер, 1978; Clough et al., 1979; Куликов, Лукьянова, 1980; Joung, Smith, 1980, и др.).

Как правило, листья растений, имеющие под влиянием внешних факторов большую толщину и больший вес единицы площади, имеют более высокую интенсивность фотосинтеза единицы площади. Это же отмечается и при сравнении видов и сортов растений, различающихся по этим структурным признакам (McClendon, 1962; Каллис и др., 1974; Мокроносов, 1978). Однако нередко эта корреляция отсутствует (Peet et al., 1977; Лутков, 1977; Назаров, 1978; Mooney et al., 1978).

Эти противоречия можно объяснить следующим образом. Обычно более толстые листья фотосинтезируют активнее за счет того, что на единицу их площади приходится больше хлоропластов. Однако в ряде случаев увеличение числа хлоропластов не происходит либо из-за возрастания доли склеренхимы, либо из-за крупноклетности более толстых листьев и сниженного числа пластид в их клетках, что наблюдалось, в частности, у северных экотипов *Rubus chamaemorus* (Назаров, 1978). В других случаях факторы, способствующие утолщению листьев, повреждают хлоропласты, что приводит к снижению интенсивности фотосинтеза листьев. Это происходит, например, с листьями древесных растений в городских условиях (Фролов, 1981).

В наших опытах более высокая потенциальная интенсивность фотосинтеза, приходящаяся на единицу площади листьев, у *C. lugens* и *A. arundinacea* из естественных местообитаний коррелирует с большим весом единицы площади листьев этих растений по сравнению с растениями, выдержанными в тепле. Это же мы наблюдали ранее у *Alopecurus alpinus* и *Polemonium boreale* (Кислюк, Васковский, 1981) и у пшеницы, выращенной при пониженной температуре (Кислюк и др., 1982). Результаты данной работы показывают, что непосредственная причина повышенной способности к фотосинтезу у листьев разных растений может быть различной. У *Carex lugens* в листьях растений из тундры содержится больше хлоропластов на единицу площади благодаря более плотной (по сравнению с листьями растений, выдержанных в тепле) упаковке клеток и несмотря на несколько сниженное число хлоропластов в каждой клетке и крупноклетность мезофилла. Растения *Arctagrostis arundinacea* из естественных местообитаний имеют, по видимому, более активные хлоропласты. Оба эти признака можно объяснить замедленным старением листьев при низкой температуре. Возможно, что такого рода структурные особенности листьев и фотосинтетического аппарата являются причиной повышенной максимальной интенсивности фотосинтеза арктических растений, часто наблюдающейся при сравнении близких видов или популяций одного вида (Billings et al., 1971; Пьянков, 1980).

Адаптивное значение описанных особенностей фотосинтетического аппарата арктических растений несомненно. Высокая потенциальная интенсивность фотосинтеза наряду с относительно низкой оптимальной температурой и повышенной способностью к фотосинтезу при низких температурах обеспечивает листьям исследованных арктических растений возможность активно фотосинтезировать в широком диапазоне температур, максимально используя кратковременные повышения окружающей температуры. Высокая потенциальная интенсивность фотосинтеза единицы площади листа компенсирует редукцию суммарной площади листьев растения, вызванную низкой температурой вегетационного периода.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1977). Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. В кн.: Комаровские чтения, 24. Л., Наука. — Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., Наука. — Глаголев А. А. (1933). О геометрических методах количественной минералогии при анализе горных пород. Тр. Инст. минералог., 59. — Дунаева С. Е. (1979а). Хлоропласты разных ярусов в онтогенезе пшеницы (ультраструктура). Бюл. ВИР. 87. — Дунаева С. Е. (1979б). Ультраструктура хлоропластов пшеницы в связи с возрастом листа. Цитология, 24, 1. — Дунаева С. Е., Галаева А. З. (1980). Изменение некоторых фотосинтетических характеристик флагового листа пшеницы в процессе

его старения. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 67, 2. — Каллис А., Сыбер А., Томинг Х. (1974). Связь фотосинтеза и проводимости CO_2 с удельной плотностью листьев и селекция сортов с максимальной продуктивностью. Экология, 2. — Кислюк И. М., Александров В. Я., Шухтина Г. Г. (1982). Модификационные адаптации к температуре среды различных клеточных функций водорослей и высших растений. Цитология, 24, 4. — Кислюк И. М., Васильковский М. Д. (1981). Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях. Бот. ж., 66, 12. — Куликов Г. В., Лукьянова Н. М. (1980). О влиянии непрерывного электрического освещения на анатомическое строение листа вечнозеленых растений. Бюл. гос. Никит. бот. сада, 3, 43. — Лутков А. А. (1977). Максимальный потенциальный фотосинтез и удельная плотность листа у индустриальных сахарной свеклы. Физиол. раст., 24, 3. — Мирославов Е. А., Буболо Л. С. (1980). Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера. Бот. ж., 65, 11. — Мокроносов А. Т. (1978). Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, Изд. УрГУ. — Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. (1978). Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 61, 3. — Назаров С. К. (1978). Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaemorus* L. В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, Изд. УрГУ. — Пьянков В. И. (1978). Влияние температуры и концентрации углекислого газа на фотосинтез арктических растений о. Врангеля. В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, Изд. УрГУ. — Пьянков В. И. (1980). Анализ температурной зависимости фотосинтеза близкородственных видов растений арктических и умеренных широт. Экология, 3. — Стефанов С. Б. (1974). Морфофизиологические сдвиги отношений пространственных и функциональных данных. Биофизика, 19, 5. — Фролов А. К. (1981). Особенности фотосинтетического аппарата липы мелколистной в уличных посадках города. Всес. совещ. по вопросу адаптации древесных растений к экстремальным факторам среды. Тез. докл., Петрозаводск. — Чугунова Н. Г., Черныш Л. Н., Кособрухов А. А., Карпилова И. Ф., Черныш Р. М. (1980). Взаимосвязь ростовых процессов и фотосинтеза в онтогенезе листа огурцов при действии пониженной ночной температуры. Физиол. раст., 27, 5. — Целникер Ю. Л. (1978). Физиологические основы теневыносливости древесных пород. М., Наука. — Billings W. D., Godfrey P. I., Chabot B. F., Bourque D. P. (1971). Metabolic acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypes of *Oxyria digyna*. Arct. Alp. Res., 3, 4. — Björkman O., Badger M., Armond P. A. (1978). Thermal acclimation of photosynthesis: effect of growth temperature of photosynthetic characteristics and components of the photosynthetic apparatus in *Nerium oleander* L. Carnegie Inst. Year Book, 77. — Clough J. M., Alberte R. S., Teeri J. A. (1979). Photosynthetic adaptation of *Solanum dulcamara* L. to sun and shade environments. II. Physiological characterization of phenotypic response to environment. Plant Physiol., 64, 1. — Huner N. P. A., Paltal J. P., Li P. H., Carter J. V. (1981). Anatomical changes in leaves of *Pumaria* in response to growth at coldhardening temperatures. Bot. Gaz., 142, 1. — Young D. R., Smith W. K. (1980). Influence of sunlight on photosynthesis, water relations, and leaf structure in the understory species *Arnica cordifolia*. Ecology, 61, 6. — McClendon J. H. (1962). The relationship between the thickness of deciduous leaves and their maximum photosynthetic rate. Amer. J. Bot., 49, 4. — Mooney H. M., Björkman O., Collatz G. J., (1978). Photosynthetic acclimation to temperature in the desert shrub, *Larrea divaricata*. I. Carbon dioxide exchange characteristics of intact leaves. Plant Physiol., 61, 406. — Peet M. M., Ozbun F. L., Wallace D. H. (1977). Physiological and anatomical effect of growth temperature on *Phaseolus vulgaris* L. cultivars. J. Exp. Bot., 28, 102.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1982.

SUMMARY

The plants of *Carex lugens* and *Arctagrostis arundinaceae* from the Wrangel Island were transplanted at the beginning of July from tundra to chambers with air temperature 28/20° (day/night, 12/12 h). The comparison of the leaf structure of the plants from natural habitats with those from warm chambers, carried out at the beginning of August, showed that by the end of vegetation most developed leaves of tundra plants of both species had signs of young leaves, which had not completed their growth. The lamellae of such leaves were shorter and thicker, the wet and dry weight per area unit is bigger, the epidermal cells are shorter and taller than in the leaves of plants kept in warm chambers. In *C. lugens* mesophyll cells of tundra plants were larger, less vacuolated and richer in cytoplasm, endoplasmic reticulum and mitochondria. Maximum photosynthetic rate per leaf area unit was higher in plants of natural habitats — in *C. lugens* due to a greater number of chloroplasts per area unit, and in *A. arundinaceae* due to a higher activity of chloroplasts. The optimum temperature for photosynthesis in tundra plants proved to be lower than in plants in warm chambers. The above structural and physiological characteristics of the leaves of two arctic species in natural habitats provide possibilities for high photosynthetic rate within a wide range of temperatures. High photosynthetic rate per leaf area unit compensates the slow development of the leaf surface in the above mentioned arctic plants.

УДК 581.14 : 581.483 : 576.353

И. Д. Соколов

**ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССА
ЗАПОЛНЕНИЯ КЛЕТКАМИ ЭНДОСПЕРМА
ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА
(ПРИ НУКЛЕАРНОМ ТИПЕ ЭНДОСПЕРМА)**

I. D. S O K O L O V. THE STUDY OF ENDOSPERM CELLS FILLING THE CENTRAL PART OF THE
EMBRYO SAC (NUCLEAR TYPE OF THE ENDOSPERM)

У видов с длительной свободоядерной стадией развития эндосперма после клеткообразования он весь или большая его часть представляют собой один слой клеток, окружающий крупную центральную вакуоль. Увеличение числа слоев клеток эндосперма связано с радиальной ориентацией фигур деления. И радиальные, и тангентальные перегородки закладываются в экваториальной плоскости фрагмопластов. Уменьшение центральной вакуоли происходит вследствие направленного роста клеток эндосперма, приводящего к их смыканию и исчезновению вакуоли. В результате эндосперм становится тканью, целиком состоящей из клеток.

В эндосперме нуклеарного типа вначале деления ядер не сопровождаются заложением клеточных перегородок, поэтому из центральной клетки образуется ценоцит и лишь позднее эндосперм может становиться клеточным.

У многих растений ценоцитная стадия длительная, и ко времени перехода в клеточное состояние эндосперм представляет собой тонкий слой цитоплазмы с ядрами, окружающий крупную центральную вакуоль. Ядра во всем эндосперме или в большей его части располагаются в один ряд, поэтому в процессе клеткообразования образуется один слой клеток, окружающий центральную вакуоль. Однослойный эндосперм у одного из видов рода *Adonis* наблюдал еще М. Hegelmajer (1885). В клеточное состояние раньше переходит эндосперм в тех участках, где деления идут без больших нарушений, а ядра располагаются плотнее (Соколов, 1980; Соколов и др., 1980). Во всех частях эндосперма клеткообразование при переходе от ценоцитного к клеточному состоянию происходит путем заложения на фрагмопластах в поздней телофазе клеточных пластинок, т. е. обычным для клеток высших растений способом (Соколов, Гераськова, 1974; Соколов, 1980; Соколов и др., 1980).

Литературные данные о дальнейшем развитии эндосперма вплоть до образования плотной многоклеточной ткани весьма противоречивы. Hegelmajer еще в работе 1885 г. приводит рисунки двухслойного эндосперма и митотических делений ядер его внутреннего слоя, сопровождающихся заложением в экваториальной плоскости фрагмопластов тангентальных клеточных пластинок, однако детально процесс увеличения числа слоев клеток эндосперма и исчезновения центральной вакуоли он не проследил.

В более поздних работах эмбриологов ранний период развития клеточного эндосперма специально не изучался. Обычно указывалось, что происходят заполнение клетками эндосперма центральной части семени и исчезновение центральной вакуоли. В лучшем случае отмечалось, что деления в это время идут не только в радиальном, но и в тангентальном направлениях, в результате чего образуются правильные, радиально расположенные ряды клеток (Александров, Александрова, 1939; Яковлев, Иоффе, 1965). Некоторые авторы допускали возможность того, что при переходе в клеточное состояние и при заполнении клетками эндосперма центральной части зародышевого мешка клеткообразование

может происходить и особыми способами (Модилевский, 1953, 1963; Модилевский и др., 1958; Olszewska, Gabara, 1966; Newcomb, Fowke, 1973; Newcomb, 1978; Mares et al., 1975, 1977; Чабан, 1978, и др.).

Крайне необычные представления о клеткообразовании в эндосперме развиваются в статье, посвященной изучению этого процесса у пшеницы (Mares et al., 1975). Согласно представлениям авторов, вначале образуются разветвленные инвагинации (впячивания) цитоплазмы в центральную вакуоль, в которые переходит часть ядер. Позднее в инвагинациях происходит образование клеточных стенок. Однако процесс связан не с митозом, а идет за счет свободно растущих ветвящихся стенок (от периферии развивающегося эндосперма в сторону центральной вакуоли). Соединение впячиваний цитоплазмы приводит к разделению центральной вакуоли на несколько частей. Затем свободно растущие стенки соединяются и эндосперм переходит в клеточное состояние. Хотя концепция свободно растущих стенок противоречит обычному представлению о клеткообразовании у цветковых растений, тем не менее ее принимают ряд исследователей (Newcomb, Fowke, 1973; Newcomb, 1978; Чабан, 1978, и др.).

На фотографиях, приводимых в статье D. Mares с соавторами (1975), на которых изображен один из моментов развития эндосперма, видны какие-то образования, слепо заканчивающиеся в центральной вакуоли, а также ядра и гранулы, похожие на разрушенное содержимое клеток. Это, конечно, артефакты, которые и являются основной причиной возникновения представлений о свободном росте стенок при заполнении клетками эндосперма центральной части зародышевого мешка. Такие же картины видны на фотографиях в работах других авторов, допускающих свободный рост стенок (Newcomb, 1978, и др.).

В 1977 г. появилось второе сообщение Mares с соавторами, посвященное изучению перехода в клеточное состояние эндосперма пшеницы. В нем фотографии более четкие, усовершенствование применяемой методики привело к уменьшению артефактов, но и здесь ядра и цитоплазма клеток внутреннего слоя часто оказываются не на своем месте, а в центральной вакуоли. Предложенная авторами новая схема последовательности событий, приводящих от свободнойядерного к клеточному эндосперму, которая выдается здесь за развитие высказанной ранее (Mares et al., 1975), на самом деле в ряде аспектов принципиально отлична от нее.

Как и раньше, авторы ошибочно считают, что переход эндосперма в клеточное состояние начинается с образования и центрипетального роста ответвлений стенки центральной клетки (т. е. не связанный с митозом свободный рост стенок). Однако теперь утверждается, что первым результатом этого процесса является образование одного слоя клеток, отграниченных от центральной вакуоли тонопластом. Образование двухслойного эндосперма теперь связывается с митотическими делениями ядер однослойного, сопровождающимися цитокинезом. Дальнейшее увеличение числа слоев клеток происходит за счет делений периферических клеток. На приведенной авторами схеме (рис. 20 в работе Mares et al., 1977) показано, что в результате деления клеток наружного слоя образуется трехслойный эндосперм и на этом увеличение числа слоев заканчивается. В дальнейшем центральная вакуоль исчезает, а клетки внутреннего слоя соединяются своими внутренними концами. Новая схема ближе к действительности, хотя и ее надо признать неудачной.

В целом следует подчеркнуть, что, несмотря на многочисленные светооптические и электронно-микроскопические исследования эндоспермогенеза, вопрос о том, как происходит заполнение клетками эндосперма центральной части семени у видов с продолжительной ценоцитной стадией, оставался до последнего времени нерешенным. Учитывая это, мы провели специальные исследования, результаты которых излагаем в настоящей статье.

Материал и методика

Объектами исследования были выбраны представители различных семейств филогенетической системы (по А. Л. Тахтаджяну, 1966), чтобы оценить степень распространенности обнаруженных явлений и закономерностей. Изучены *Iris pumila* L. (Iridaceae), *Lilium martagon* L. (Liliaceae), *Helleborus caucasicus* A. Br.

(*Ranunculaceae*) и *Paeonia tenuifolia* L. (*Paeoniaceae*). Наиболее полно исследованы *Iris pumila* и *Helleborus caucasicus*. Материал собирали в Донецком ботаническом саду АН УССР.

Фиксировали развивающиеся семена. Фиксаторами служили смеси Навашина, Карнуа, Буэна и спирт-уксусная кислота (3 : 1). Исследовали эндосперм на тотальных и микротомных препаратах. Тотальные препараты изготавливали по обычной методике с некоторой модификацией (Соколов и др., 1977). При изготовлении микротомных препаратов толщина срезов кусочков семян была 10—20 мкм. Иногда на микротоме резали не кусочки семян, а предварительно извлеченный эндосперм, при этом нередко из одной половинки эндосперма делали микротомный препарат, а из другой — тотальный. Приготовление из одного и того же эндосперма препаратов различного типа облегчило понимание наблюдаемых картин.

Окрашивание производили гематоксилином Эрлиха. Полисахариды выявляли реакцией ШИК (Дженсен, 1965; Лилли, 1969).

Исследование в проходящем свете по методу светлого поля производили на микроскопе фирмы Цейс «Эрговал», микрофотографии — с помощью микрофотонасадки МФН-12, рисунки — рисовальным аппаратом РА-6.

Результаты и обсуждение

Образовавшиеся клетки однослойного эндосперма имеют форму, приближающуюся к прямой призме, их основания (одно обращено к покрову семени, другое — к центральной вакуоли) — форму многоугольников, чаще пяти-семиугольников; реже — четырех- и восьмиугольников. Более семи углов обычно имеют основания двухъядерных и многоядерных клеток. Боковые грани клеток по форме приближаются к прямоугольникам. Очертания клеток на микрофотографиях, изготовленных с тотальных препаратов эндосперма, представляют собой оптические перпендикулярные сечения призматических клеток (рис. 1, 2 — см. вклейку). Утверждение о том, что в результате клеткообразования у *Triticum* образуются цилиндрические клетки (Mares et al., 1977), безусловно ошибочно.

Клетки средней части эндосперма таблитчатые (рис. 1, 1; 2, 1),¹ в микропилярной и субхалазальной частях приближаются к изодиаметрическим; в халазальной — они обычно уплощенные, но не столь сильно, как в средней части. Причина этих различий — неодинаковая плотность расположения ядер и толщина слоя цитоплазмы в отдельных частях на стадии свободной ядерной эндосперма непосредственно перед клеткообразованием.

Только что образовавшиеся клетки однослойного эндосперма с внутренней стороны отграничены одной вакуолярной мембраной (Olszewska, Gabara, 1966; Mares et al., 1977). В женском гаметофите голосемянных после клеткообразования также образуются клетки, не покрытые со стороны центральной вакуоли дополнительными оболочками. Подчеркивая своеобразие этих клеток, им присвоили здесь даже особое название — альвеолы (Favre-Duchartre, 1956; Macheshwari, Singh, 1967).

Веретена делений в клетках однослойного эндосперма ориентируются преимущественно по их наибольшему измерению. Для клеток субхалазальной части эндосперма таким измерением является обычно радиальное (перпендикулярное к основаниям клеток) или диагональное (косое по отношению к основаниям), поэтому в них сразу начинается образование двухслойного эндосперма (Соколов и др., 1980). В некоторых сильно уплощенных клетках субхалазальной части фигуры деления ориентируются в плоскости слоя клеток, и поэтому в этих местах эндосперм остается до следующего цикла однослойным.

На рис. 1, 3—4 представлен фрагмент субхалазальной части эндосперма, снятый при различной установке микровинта. Эндосперм здесь двухслойный — ядра располагаются на двух уровнях. Тот факт, что на тотальном препарате

¹ На микрофотографиях срезов эндосперма, представленных на рис. 1, 1, 5—7; 3, 1, 3, 5 (см. вклейку), вверх направлена часть эндосперма, обращенная к покрову семени, вниз — к центральной вакуоли.

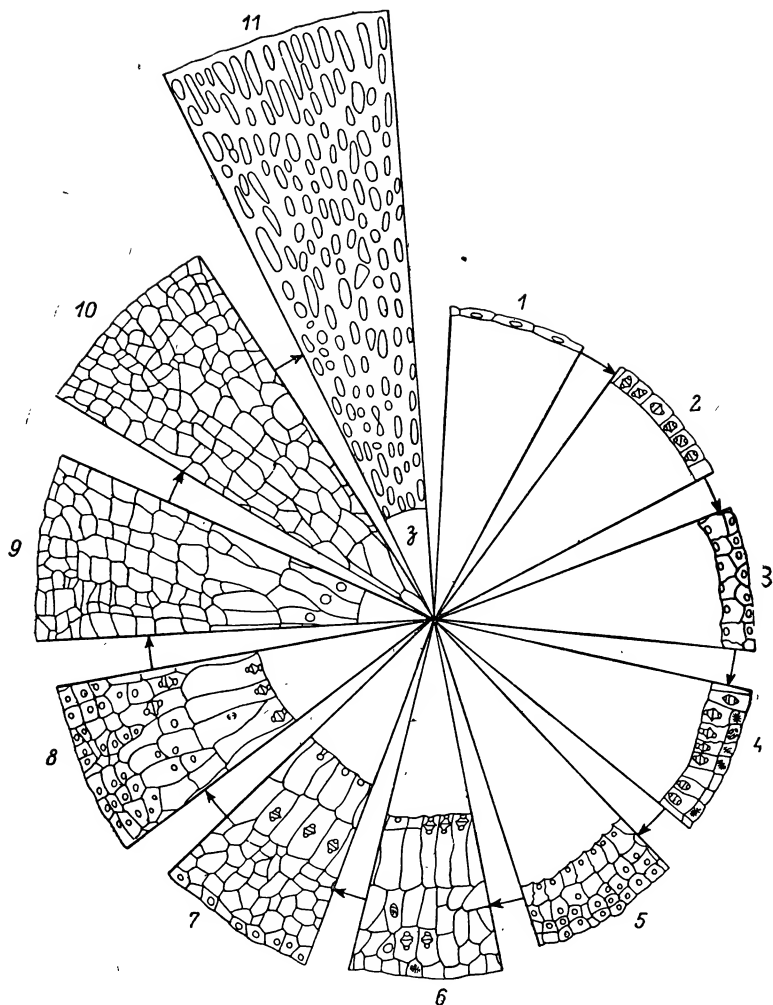


Рис. 2. Ход развития эндосперма *Iris pumila* на клеточной стадии (поперечные срезы через среднюю часть эндосперма).

1 — однослойный клеточный эндосперм; 2 — митоз, по завершению которого образуется двухслойный эндосперм; 3 — двухслойный эндосперм: ядра в клетках внутреннего слоя располагаются вблизи вакуоли; 4 — митоз, после которого образуется четырехслойный эндосперм: неравное деление клеток внутреннего слоя; 5 — четырехслойный эндосперм: ядра в клетках внутреннего слоя приближены к центральной вакуоли; 6 — митоз в клетках четырехслойного эндосперма: неравное деление клеток внутреннего слоя; 7 — 6-3-слойный эндосперм: в клетках слоя, находящегося над внутренним, видны телофатические фигуры; 8 — неравное деление клеток внутреннего слоя: видна клетка клиновидной формы; 9 — многослойный эндосперм с небольшой центральной вакуолью; 10 — многослойный эндосперм в момент смыкания клеток внутреннего слоя и исчезновения центральной вакуоли; 11 — эндосперм зрелого семени: клетки вытянуты в радиальном направлении, а их стенки сильно утолщены (3 — зародыш).

ядра наружного слоя не находятся над ядрами внутреннего, говорит о кривой ориентации фигур деления в предшествовавшем митозе.

В уплощенных клетках средней части эндосперма фигуры деления располагаются перпендикулярно их высотам и эндосперм остается однослойным (рис. 1, 2). При этом и без специальных измерений видно, что в клетках, основания которых напоминают вытянутые многоугольники, фигуры деления ориентируются по их наибольшему измерению. В одном-двух последующих делениях веретена ориентируются в той же плоскости. Заметим, что к этому времени эндосперм микропиларной и субхалазальной частей бывает уже двухслойным или многослойным.

Постепенно в средней части эндосперма соотношение измерений клеток меняется. Вследствие делений клеток их основания уменьшаются (рис. 1, 2). Из-за направленного роста клеток в сторону центральной вакуоли их радиальные измерения, наоборот, увеличиваются. В клетках обычно

образуются довольно крупные вакуоли, располагающиеся у их наружных концов, т. е. со стороны покрова семени, а ядра смещаются к внутренним концам, где лежат в скоплениях цитоплазмы. В данном случае находит подтверждение известное правило: в клетках с односторонним ростом ядра находятся в местах наиболее интенсивного роста (Конарев, 1966).

Естественно, рост клеток в сторону центральной вакуоли сопровождается удлинением клеточных пластинок, разделяющих их. Процесс удлинения клеточных пластинок связан с функционированием фрагмопластов, образующихся в телофазе митоза и сохраняющихся в последующей интерфазе с одной стороны, именно со стороны центральной вакуоли, как между сестринскими, так и между несестринскими ядрами. Интересно, что в данном случае несестринские ядра — ядра соседних клеток. Возможность образования фрагмопластов между ядрами разных клеток связана с тем, что цитоплазма соседних клеток у центральной вакуоли остается связанной во многих местах. Хотя клеточные пластинки достигают центральной вакуоли, их внутренние растущие концы представляют собой упорядоченные ряды везикул. Степень разграничения цитоплазмы соседних клеток здесь невелика.

Когда многие клетки по форме становятся близки к изодиаметрическим, начинается образование двухслойного эндосперма и в средней его части (рис. 2, 2). В единичных уплощенных клетках веретена ориентируются в плоскости слоя клеток. Таким образом, в этой части, как и в субхалазальной, эндосперм становится двухслойным не во всех местах одновременно.

В процессе формирования двухслойного эндосперма деление клеток происходит в результате заложения на фрагмопластах клеточных пластинок (рис. 2, 2). Подобное явление наблюдается и в последующих митозах (рис. 1, 5—6).

В центральном участке халазальной части клеточного эндосперма митозы завершаются формированием реституционных ядер. Клетки не делятся, и, следовательно, не увеличивается число их слоев, поэтому в этом участке эндосперм у *Iris pumila* остается однослойным, тогда как у *Helleborus caucasicus* он двухслойный, каким сформировался при переходе от свободноядерной к клеточной стадии (рис. 3, 2).

Только что образовавшиеся клетки внутреннего слоя двухслойного эндосперма имеют табличатую форму. Их радиальное измерение примерно в 2 раза меньше двух других (тангентальных). Большая часть клеток внутреннего слоя растет преимущественно в сторону центральной вакуоли, вытягиваясь в радиальном направлении. Ядра находятся в скоплении цитоплазмы у внутреннего конца клетки (рис. 2, 3); в клетках внутреннего слоя образуются крупные вакуоли, занимающие значительную часть их (рис. 1, 5). К моменту деления клеток внутреннего слоя длина их радиальных перегородок увеличивается примерно в 3 раза. Клетки приобретают вытянутую форму, их радиальные измерения превосходят тангентальные в 1.5 раза и более (рис. 1, 5; 2, 4). Удлинение радиальных перегородок клеток внутреннего слоя происходит аналогично тому, как удлиняются пластинки клеток однослойного эндосперма.

Некоторые клетки внутреннего слоя растут слабо в сторону центральной вакуоли и постепенно приобретают клиновидную форму. Соседние клетки перегоняют их в росте и приходят в контакт друг с другом, после чего клиновидные клетки уже не соприкасаются с центральной вакуолью. После очередного митоза клиновидные клетки или их производные (дочерние клетки) оказываются вне внутреннего слоя. Мы имеем здесь дело со своеобразным механизмом уменьшения числа клеток во внутреннем слое развивающегося эндосперма. Уменьшение числа клеток в этом слое — неизбежный процесс, связанный со все большим приближением в ходе развития эндосперма внутреннего слоя к центру семени. «Выклинивание» части клеток внутреннего слоя происходит и позднее, до тех пор пока не исчезнет центральная вакуоль (рис. 1, 7; 2, 8; 3, 5). Аналогичное явление наблюдали при увеличении числа слоев клеток в женском гаметофите голосемянных растений на клеточной стадии его развития (Favre-Duchartre, 1956; Macheshwari, Singh, 1967).

В клетках внутреннего слоя двухслойного эндосперма митотические фигуры располагаются у их внутреннего конца и ориентируются радиально (рис. 1, 5—6; 2, 4). В результате образуются две дочерние клетки, сильно различаю-

щиеся по величине (рис. 1, 6). Одна из них — более мелкая, внутренняя клетка с небольшим радиальным измерением — в момент образования не содержит вакуоли. Другая, наружная имеет радиальное измерение намного больше (в 3 раза и более), в ней оказывается крупная вакуоль материнской клетки (рис. 1, 5—6). На продольных срезах видно, что в процессе делений по клеткам внутреннего слоя распространяется митотическая волна.

Клетки наружного слоя двухслойного эндосперма тоже растут преимущественно в радиальном направлении, хотя и не так сильно, как внутренние. Они не содержат крупных вакуолей. Их деление происходит позднее, чем клеток внутреннего слоя (рис. 1, 5—6; 2, 4). Митозы здесь менее синхронны и митотические волны, понимаемые как правильная последовательность фаз деления, не встречаются. К моменту деления у одних клеток наружного слоя несколько больше радиальное измерение, у других — тангентальное. Только в клетках со значительно преобладающим тангентальным измерением фигуры деления ориентируются в плоскости слоя клеток. В большинстве клеток этого слоя веретена ориентируются радиально. Это касается и клеток, у которых тангентальное измерение слегка преобладает (рис. 1, 6; 2, 4). Здесь мы имеем дело с явлением, похожим на деление клеток камбия (Эсау, 1969).

По завершении митозов в клетках обоих слоев образуется преимущественно четырехслойный эндосперм, хотя в некоторых местах он будет трехслойный и даже двухслойный (рис. 1, 6; 2, 4—5). Там, где наружные клетки двухслойного эндосперма делятся радиальными клеточными пластинками, образуется трехслойный эндосперм. В тех местах, где эндосперм еще однослойный, после деления образуется двухслойный эндосперм (рис. 2, 4).

Многие клетки внутреннего слоя четырехслойного эндосперма опять сильно вытягиваются в радиальном направлении, причем в гораздо большей степени, чем клетки внутреннего слоя двухслойного эндосперма (рис. 1, 7; 2, 5—6; 3, 1). Радиальные перегородки при этом удлиняются более чем в 8—10 раз. Непосредственно перед митозом и в период деления радиальные измерения клеток внутреннего слоя в 4 раза и более превышают тангентальные (рис. 1, 7; 2, 6; 3, 1).

В процессе роста клеток внутреннего слоя в них образуется большая вакуоль, а цитоплазма концентрируется у внутреннего конца, здесь же лежат и ядра (рис. 1, 7; 2, 5; 3, 1). Распространение митозов во внутренних слоях как двухслойного, так и четырехслойного эндосперма носит волнообразный характер. По их завершении каждая клетка внутреннего слоя делится на две: мелкую внутреннюю и очень крупную наружную (рис. 1, 6). В общем поведение клеток внутреннего слоя четырехслойного эндосперма аналогично таковому двухслойного.

В клеточном ряду, находящемся над внутренним слоем, митозы обычно не распространяются волнообразно, хотя в соседних клетках часто наблюдаются одинаковые стадии. Веретена ориентируются обычно радиально. В двух других, поверхностных слоях митотические фигуры чаще располагаются радиально, но встречаются случаи иной ориентации веретен. Здесь делящиеся клетки располагаются очагами или поодиночке.

По завершении в большинстве клеток третьего митоза (если первым считать митоз, в ходе которого образуется двухслойный эндосперм) образуется 6—8-слойный эндосперм со слоем очень крупных клеток, расположенным над внутренним (рис. 2, 6—7; 3, 2—5), в которых митоз, как правило, происходит раньше, чем в клетках внутреннего слоя (рис. 2, 7—8; 3, 3). Возможно, это связано с тем, что клетки данного слоя очень крупные и для их подготовки к делению требуется меньше времени, чем клеткам внутреннего слоя, которые прежде чем делиться должны сильно увеличиться в размере. Фигуры деления располагаются в поверхностном слое цитоплазмы, недалеко от центра клетки и ориентируются радиально (рис. 2, 7; 3, 3).

На рис. 2, 8 виден митоз во внутреннем слое, причем одна из клеток этого слоя приобрела клиновидную форму. Недалеко от середины этой клетки видна анафаза деления. Крупные клетки слоя, находящегося над внутренним слоем, к моменту, изображенному на рис. 2, 8, уже поделились тангентальными перегородками на две, каждая из которых по размеру крупнее, чем клетки перифе-

ческих слоев. Дальнейшее увеличение числа слоев клеток происходит аналогично (рис. 2, 9—10).

Только что образовавшиеся после деления клетки внутреннего слоя лишены вакуолей. Быстрый рост этих клеток в направлении центра семени сопровождается появлением и быстрым увеличением в них вакуолей (рис. 1, 6—7; 3, 1), создается впечатление, что содержимое центральной вакуоли перекачивается в вакуоли клеток внутреннего слоя.

В течение всего периода увеличения числа слоев клеток и тангентальные, и радиальные перегородки очень тонкие, иногда едва заметные. Особенно это характерно для быстро растущих радиальных перегородок внутреннего слоя (рис. 1, 5—7; 3, 1—4).

Радиальные перегородки между внутренними клетками находятся в очень тонком слое цитоплазмы, который при просмотре через световой микроскоп отличить от самой перегородки трудно. Как показали электронно-микроскопические исследования, толщина слоя цитоплазмы лишь немногим больше толщины перегородки (Mares et al., 1977). Радиальная перегородка между клетками внутреннего слоя в значительной части выглядит как непрерывная клеточная пластинка. На внутреннем конце (т. е. в области скопления цитоплазмы у центральной вакуоли) клеточная пластинка переходит в упорядоченный ряд везикул, располагающихся в экваториальной плоскости образования, не отличающегося от фрагмопласта.

После образования четырехслойного эндосперма в нем более или менее четко выделяются наружные и внутренние слои (рис. 1, 7; 2, 5—9; 3, 1—2). Клетки первых — это производные мелких; часто лишенных вакуолей клеток наружного слоя двухслойного эндосперма, и подобно их родоначальникам они мелкие и не содержат крупных вакуолей. Клетки вторых происходят от более крупных клеток внутреннего слоя двухслойного эндосперма, содержащих вакуоли. Они более крупные и сильнее вакуолизированы. Особенно крупными являются клетки самого внутреннего слоя перед делением и в момент его (рис. 1, 7; 3, 1).

Увеличение числа слоев клеток эндосперма сопровождается уменьшением размера центральной вакуоли вплоть до полного ее исчезновения (рис. 2, 9—10; 3, 6). Направленный рост клеток внутреннего слоя непосредственно перед смыканием их внутренними концами, по-видимому, прекращается, поскольку ядра отходят от них (рис. 2, 9—10; 3, 6). С момента смыкания клетки со всех сторон оказываются окруженными соседними клетками. Эндосперм приобретает вид обычной клеточной ткани.

У *Helleborus caucasicus* ко времени смыкания клеток внутреннего слоя полисахаридная оболочка формируется и на их внутренних концах, которые до этого были ограничены от центральной вакуоли только тонопластом (рис. 3, 6), тогда как у *Triticum*, например, и в момент исчезновения центральной вакуоли концы клеток внутреннего слоя покрыты только мембраной (Mares et al., 1977). По этому вопросу необходимы дополнительные исследования.

В микропилярной части заполнение клетками эндосперма полости, занимаемой центральной вакуолью, происходит не только со боков, но и сверху (рис. 3, 2). Процесс увеличения числа слоев клеток эндосперма в его верхней части не имеет каких-либо существенных особенностей, но клетки, непосредственно прилегающие к зародышу, в данном процессе не принимают участия. Эти клетки все в большей и большей степени подвергаются дегенерации и потребляются увеличивающимся в размерах зародышем.

Для исследованных нами *Iris pumila*, *Helleborus caucasicus* и *Paeonia tenuifolia* с очень продолжительной свободноядерной стадией развития эндосперма требуется не менее пяти циклов митотических делений для заполнения клетками всего пространства, занимаемого центральной вакуолью. У видов с более короткой ценоцитной стадией этот процесс не требует такого большого числа делений. Если клеткообразование происходит в период, когда эндосперм содержит всего 4 ядра, как это имеет место у *Coffea* (Mendes, 1941), или 8 ядер, как описано у *Leiphaimos* (Oehler, 1927), и вакуоль в нем отсутствует, то весь эндосперм сразу становится клеточным.

К моменту исчезновения центральной вакуоли различия между клетками наружных и внутренних слоев уменьшаются в такой степени, что их уже четко

различить нельзя (рис. 2, 10). В это время наблюдается довольно плавный переход от мелких, периферических клеток к крупным, внутренним. В последующем клетки внутренних участков эндосперма за счет все еще продолжающихся делений измельчаются, их вакуоли уменьшаются и они становятся похожими на клетки периферических слоев.

В общем у всех исследованных нами видов, среди которых есть представители однодольных и двудольных растений, заполнение клетками эндосперма центральной части семени происходит одинаково. По-видимому, этот процесс принципиально сходен у многих цветковых растений, имеющих длительную ценоцитную стадию развития эндосперма.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., Александрова О. Г. (1939). О начальных стадиях развития эндосперма и зародыша пшеницы. Бот. ж., 24, 5—6. — Дженсен У. (1965). Ботаническая гистохимия. М., Мир. — Конарев В. Г. (1966). Цитохимия и гистохимия растений. М., Высшая школа. — Лилли Р. (1969). Гистологическая техника и практическая гистохимия. М., Мир. — Модилевский С. Я. (1953). Эмбриология покрытосемянных растений. Киев, Изд. АН УССР. — Модилевский С. Я. (1963). Цитоэмбриология высших растений. Киев, Изд. АН УССР. — Модилевский С. Я., Оксикук П. Ф., Худяк М. И., Дзюбенко Л. К., Бейлис-Вырвая Р. А. (1958). Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Киев, Изд. АН УССР. — Соколов И. Д. (1980). Развитие эндосперма нуклеарного типа. Автореф. докт. дис. Л. — Соколов И. Д., Богданов А. Д., Петров А. П. (1977). Методика изготовления препаратов эндосперма для наблюдения фаз митоза. Биол. в школе, 2. — Соколов И. Д., Гераскова Т. Н. (1974). Клеткообразование в эндосперме *Iris pseudacorus* L. Бот. ж., 59, 5. — Соколов И. Д., Романов И. Д., Аминов Н. Х. (1980). Цитология эндосперма цветковых растений. Киев, Вища школа. — Тахтаджян А. Л. (1966). Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Чабан И. А. (1978). О возникновении клеточных стенок в нуклеарном эндосперме. В кн.: VII Всес. симп. по эмбриологии растений: Тез. докл. Киев, Наукова думка. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. М., Мир. — Яковлев М. С., Иоффе М. Д. (1965). Эмбриология некоторых представителей *Pagonia*. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосемянных растений. М.; Л., Наука. — Favre-Duchartre M. (1956). Contribution a l'etude de la reproduction chez le *Ginkgo biloba*. Rev. Cytol. et Biol. Veget., 17, 1—2. — Hegelmajer M. (1885). Untersuchungen uber die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperm. Nova Acta Ksl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturfors., 49, 1. — Macheshwari P., Singh H. (1967). The female gametophyte of gymnosperms. Biol. Rev. Cambridge Philosoph. Soc., 42, 1. — Mares D., Norstog K., Stone B. (1975). Early stages in the development of wheat endosperm. I. The change from free nuclear to cellular endosperm. Austral. J. Bot., 23, 2. — Mares D., Stone B., Jeffery C., Norstog K. (1977). Early stages in the development of wheat endosperm. II. Ultrastructural observation on cell wall formation. Austral. J. Bot., 25, 6. — Mendes A. (1941). Cytological observation in *Coffea*. VI. Embryo and endosperm development in *Coffea arabica* L. Amer. J. Bot., 28, 8. — Newcomb W. (1978). The development of cell in the coenocyte endosperm of the African blood lily *Haemanthus katherinae*. Canad. J. Bot., 56, 5. — Newcomb W., Fowke L. (1973). The fine structure of the change from the free nuclear to cellular condition in the endosperm of chick-weed *Stellaria media*. Bot. Gaz., 134, 3. — Oehler E. (1927). Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einiger saprophytischen Gentianaceen. Planta, 3, 4. — Olszewska M., Gabara B. (1966). Recherches sur les cytocineses dans l'endosperme d'*Iris pseudacorus* et d'*Iris sibirica*. I. Les cytocineses au cours du development de l'endosperme. Acta Soc. Bot. Polon., 35, 4.

Донецкий государственный университет.

Получено 11 XI 1981.

SUMMARY

Species with long free nuclear developmental stage of the endosperm of the nuclear type have been examined. It has been explained in what way occurs the transition from coenocyte with the cytoplasm with nuclei, surrounding very big central vacuole, to endosperm, representing dense multicellular tissue.

СООБЩЕНИЯ

УДК 58.08 : 581.9 : 253

Я. Л. Пааль, Б. И. Семкин

АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ
ПРИ ПОМОЩИ МЕР ВКЛЮЧЕНИЯ И СХОДСТВАYa. L. P A A L', B. I. S E M K I N. AN ANALYSIS OF THE MIDDLE TAIGA VEGETATION WITH THE
AID OF INCLUSION AND AFFINITY MEASURES

Рассматриваются возможности использования мер включения и сходства для анализа растительного покрова средней тайги Карельской АССР. Приводятся матрицы пересечения, мер включения и сходства 33 фитоценологических описаний, а также построенные на их основе дендрограмма и графы. Выделены ассоциации и их группы, связи между которыми анализируются по данным матриц и графов.

Менее чем за 10 лет после опубликования первых работ о мерах включения и сходства (Семкин, 1972, 1973) этот подход оправдал себя при анализе разных многомерных биологических объектов (Андреев, 1978, 1979, 1980; Андреев, Решетников, 1978; Куликова и др., 1980; Семкин, Куликова, 1981). Неоднократно эти алгоритмы использовались для сравнения флор, а также при обработке геоботанических описаний фитоценозов Дальнего Востока и северо-востока Азии (Комарова, Семкин, 1976; Семкин, Комарова, 1977, 1980; Юрцев, 1978; Юрцев, Семкин, 1980; Петровский, Королева, 1979). В настоящей работе поставлена цель проверить применимость мер включения и сходства для анализа напочвенного покрова средней тайги Карельской АССР, растительность которой сильно отличается по структуре и флористическому составу от растительности Дальнего Востока.

Полевые исследования проводили в Южной Карелии на территории заповедника «Кивач», где характерной чертой ландшафта является частое чередование узких и длинных гряд, ориентированных с северо-запада на юго-восток и сложенных твердыми дочетвертичными породами. По западно-восточному направлению наблюдаются нарастание мощности четвертичных отложений и увеличение роли четвертичных аккумулятивных форм рельефа. Для того чтобы при ограниченном числе пробных площадей охарактеризовать возможно большее разнообразие растительных сообществ, они закладывались в виде трансекты, которая проходила с запада на восток через весь заповедник и охватывала, таким образом, значительное число типичных для данного района ландшафтных фаций.

В западной части трансекты облик ландшафта определяют линейные, часто изогнутые гряды (сельги) с крутыми склонами и разделяющими их депрессиями. На выходах кристаллических пород встречаются фрагментарные почвы начальных стадий почвообразования. Склоны сельг сложены плащом сильно завалуненной морены, на которых сформировались слаборазвитые почвы. Вершины сельг покрыты в зависимости от глубины почвы лишайниковыми, брусничными и черничными сосняками. Положительные элементы рельефа, покрытые слоем ледниковых отложений, заняты сосновыми, еловыми, местами и вторичными мелколиственными лесами черничного и травяного типов. Понижения, заполненные крупнообломочным материалом из кристаллических пород, перекрытых послеледниковыми отложениями, заняты еловыми и мелколиственными лесами.

В центральной части трансекты преобладают моренные отложения, покрывающие кристаллическое основание. На участках с сильно расчлененным кристал-

лическим основанием моренные отложения образуют слабохолмистый рельеф местами — невысокие гряды. Равнинные участки перекрыты озерно-ледниковыми суглинками и ленточными глинами. Там распространены поверхностно-глеевые, глеевые или же торфянисто- и торфяно-глеевые почвы. На склонах и вершинах моренных холмов произрастают сосновые или сосново-еловые леса черничного типа. Полого вогнутые слабодренированные равнины с мощным плащом ленточных глин покрыты заболоченными еловыми и мелколиственными лесами. По низинам встречаются болота.

Восточная часть трансекты пересекает водно-ледниковую волнистую равнину. Равнинные песчаные участки здесь чередуются с озами, сложенными песком, гравием, галькой. В более сухих местообитаниях обычны поверхностно-подзолистые почвы, в плоских условиях залегания — маломощные иллювиально-железистые подзолы. По вершинам озов растут брусничные сосняки, на ровных плакорных участках и у подножий озов в напочвенном покрове доминирует черника. В западинах между озами расположены верховые сфагновые болота.

С интервалами примерно через 250 м было заложено всего 44 пробные площади круглой формы, размером по 0.1 га. Проективное покрытие видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов определяли по методу точечных площадок (Goodall, 1952). Для этого использовали рамку с 10 стальными иглами диаметром 1.8 мм и «рабочей» длиной 1 м. На каждой из площадей делали не менее 300 вертикальных проколов. На всех пробных площадях выполняли также морфологическое описание почвенного профиля.

Учитывая возможности ЭВМ «Мир-2», на которой проводили обработку данных, из 44 описаний по всей трансекте пришлось рандомизированно исключить 10, так что окончательный массив содержал 34 описания. Они сравнивались попарно с помощью мер включения

$$K_{i,j} = \frac{\mu_{ij}}{\mu_{jj}}; \quad K_{j,i} = \frac{\mu_{ji}}{\mu_{ii}}$$

и сходства

$$K_{i,j} = \frac{2\mu_{ij}}{\mu_{ii} + \mu_{jj}},$$

где $\mu_{ij} = \sum_{e=1}^n \min(x_{ie}, x_{je})$, x_{ie} и x_{je} — численное значение e -го вида в i -м и j -м описании соответственно (Семкин, Комарова, 1977, 1980).

Первоначально вычислялась матрица пересечений $\{\mu_{ij}\}$, где на диагонали приведены суммы обилия всех видов в каждом описании μ_{ii} (табл. 1). После этого были получены матрицы мер включения $\{K_{i,j}\}$ и сходства $\{K_{i,j}\}$ (табл. 1, 2). Отметим, что матрица пересечений, выражающая абсолютное сходство между описаниями, позволяет рассчитать меры включения и сходства без обращения к исходным данным. На основе матрицы мер сходства по методу «средней» (Семкин, 1979; Андреев, 1979) строили дендрограмму (рис. 1). Метод является итеративным, объекты (описания) при этом классифицируют без установления пороговых значений сходства. На первом этапе каждое описание считается отдельным классом. Затем два наиболее сходных описания объединяются в один класс и общее число классов становится равным $N-1$. Если имеются несколько одинаково сходных объектов, то объединяются любые два из них. Среди $N-1$ классов опять отыскиваются наиболее похожие описания, и так до тех пор, пока все объекты попадут в один класс. Иными словами, для N объектов процедура вычисления матриц сходства производится с получения матрицы размерности 2×2 путем $N-1$ цикла.

Применение такого беспорогового алгоритма при построении иерархических классификационных систем сложных биологических объектов позволяет выявить их взаимоотношения в более «естественном» виде, чем при использовании фиксированных порогов сходства. Дело в том, что мера сходства фитоценозов в отдельных ассоциациях разная. Это проявляется при анализе любой дендро-

¹ Матрицы приводятся неполностью.

ТАБЛИЦА 4

Матрицы пересечений (над диагональю) и мер сходства (под диагональю) описаний
(числа в верхней части матрицы и на диагонали умножены на 10)

№ описа- ния	1	2	3	4	5	6	8	9	11	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	28	29	30	31	32	33
1	1588	572	150	12	688	3	465	225	384	622	683	128	45	284	248	292	321	586	568	354	727	372	805	478	339	910	615	760
2	40	1271	575	442	469	277	998	712	571	910	580	395	268	198	127	161	447	603	611	241	24	176	784	571	720	664	787	725
3	9	39	1695	1067	246	870	453	1086	280	627	220	544	583	239	207	202	357	393	190	178	24	154	281	731	688	222	155	309
4	1	32	67	1478	117	810	325	940	199	521	69	554	564	232	205	210	298	320	56	131	8	99	87	721	528	89	19	484
5	45	34	46	8	1473	148	396	329	356	497	394	220	114	686	464	485	376	675	387	657	398	726	457	304	368	609	480	400
6	0	20	54	54	10	1516	269	624	165	429	45	473	562	366	431	362	275	288	46	272	2	164	73	449	807	76	12	164
8	30	72	28	22	27	18	1495	587	711	876	617	503	270	274	164	205	380	634	625	267	33	194	806	542	928	627	900	748
9	13	46	62	57	20	37	35	1825	349	825	473	603	595	319	273	258	506	526	295	230	24	178	408	854	597	353	262	599
11	29	48	20	15	28	43	55	24	1103	707	609	427	260	406	219	202	419	620	605	352	24	310	736	479	945	505	647	592
14	40	65	39	35	33	28	58	49	54	1510	831	605	487	438	328	277	672	913	716	388	24	281	899	760	790	739	692	893
15	46	43	14	5	27	3	43	29	49	57	1408	305	59	183	114	114	390	592	723	207	26	179	1011	309	659	711	745	1064
16	9	31	37	41	16	34	37	39	36	4	23	1255	508	466	272	244	428	518	273	349	24	339	344	668	403	297	225	435
17	1	25	45	48	10	47	23	44	23	41	5	48	878	258	241	189	439	363	60	152	4	120	101	529	327	96	26	197
18	16	12	13	14	40	21	16	17	27	25	11	29	18	1949	803	666	285	605	209	986	168	791	222	526	278	321	228	205
19	16	9	13	14	32	29	11	17	17	22	8	20	21	48	1427	907	209	383	125	875	197	529	132	347	236	207	100	158
20	18	11	12	13	30	22	13	15	14	17	7	16	15	36	58	1906	165	293	128	841	277	835	126	243	474	202	109	136
21	27	43	29	26	33	24	33	39	44	58	35	42	52	21	19	13	799	658	404	247	8	186	432	446	599	430	363	517
22	27	46	26	23	48	20	45	33	51	64	43	40	33	37	28	19	62	1328	578	573	117	397	677	616	545	795	642	676
23	47	58	15	5	34	4	54	22	62	61	64	26	7	15	11	10	49	53	835	215	27	169	773	292	300	656	671	732
24	21	13	10	8	39	16	16	12	24	23	13	22	11	52	53	47	19	36	16	1893	217	950	247	404	2	415	277	236
25	39	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	1	0	8	11	14	1	7	2	11	2175	248	28	24	24	292	225	43
26	23	12	9	6	47	11	13	10	23	18	42	24	10	45	35	51	16	27	14	55	13	1586	28	279	223	299	225	208
28	53	57	14	6	31	5	54	25	57	60	70	25	9	13	9	8	38	48	67	15	2	13	1472	341	678	794	968	1051
29	12	44	48	54	22	31	38	54	39	53	23	52	48	32	25	16	42	46	27	25	1	19	24	1336	780	349	261	443
30	23	55	45	27	25	26	56	58	48	66	57	50	36	20	20	15	44	45	50	19	1	15	48	58	1363	349	261	443
31	64	52	45	6	45	5	45	23	43	53	53	24	9	20	15	14	42	61	63	27	17	21	58	27	40	1263	705	754
32	42	60	10	1	34	1	63	16	52	48	54	17	2	14	7	7	33	48	64	17	4	15	68	19	34	53	1373	725
33	52	55	20	13	28	11	52	38	48	62	77	33	18	12	11	9	48	50	67	15	2	14	54	33	60	57	53	1363

ТАБЛИЦА 2
Матрица мер включения описаний (в. %)

№ описа- ния	1	2	3	4	5	6	8	9	11	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	28	29	30	31	32	33
1	100	36	9	1	43	0	29	14	24	39	43	8	1	18	16	18	20	37	36	22	46	23	51	11	21	57	39	48
2	45	100	45	35	37	22	79	56	45	72	46	31	21	16	10	13	35	47	48	17	2	14	62	45	57	52	62	57
3	9	34	100	63	15	51	27	64	17	37	13	32	34	14	12	12	21	23	41	11	1	9	13	43	41	19	9	18
4	1	30	72	100	8	55	22	64	13	35	5	37	38	16	14	14	20	22	4	9	1	7	6	49	36	6	1	12
5	47	32	18	8	100	10	27	22	24	34	27	15	8	47	32	33	26	46	26	45	27	49	31	24	24	41	33	27
6	0	18	57	53	10	100	18	41	11	28	3	31	37	24	28	18	19	19	3	18	0	11	30	30	24	5	1	11
8	31	67	30	22	26	18	100	39	48	59	41	34	18	14	14	14	25	42	42	18	2	13	54	36	54	42	60	50
9	12	39	60	52	18	34	32	100	19	45	26	33	33	17	15	14	28	29	16	13	1	10	22	47	51	19	14	33
14	35	52	25	18	32	15	64	32	100	64	55	39	21	37	20	18	38	56	55	32	2	2	67	43	54	46	59	54
14	41	60	42	35	33	28	58	55	47	100	55	40	32	29	22	18	45	60	47	26	2	19	60	50	63	49	46	59
15	43	41	16	5	28	3	44	34	43	59	100	22	4	13	8	8	28	42	51	15	2	13	72	22	56	50	53	76
16	10	31	43	44	18	38	40	48	34	48	24	100	40	37	22	19	34	41	22	28	2	27	27	53	53	24	18	35
17	2	31	66	64	13	64	31	68	26	55	7	58	100	29	27	22	50	41	7	17	0	14	12	60	46	11	3	22
18	15	10	12	12	35	19	14	16	21	22	9	24	13	100	41	34	15	31	11	51	9	9	41	11	27	17	16	12
19	19	7	15	14	33	30	11	19	15	23	8	19	17	56	100	64	15	27	9	61	14	37	9	24	19	15	7	11
20	17	17	12	14	28	21	12	15	12	16	7	14	11	39	53	100	10	17	7	49	16	49	7	14	14	12	15	8
21	40	56	45	37	47	34	48	63	52	84	49	54	55	36	26	21	100	82	51	31	1	23	54	56	59	54	45	65
22	44	45	30	24	51	22	48	40	47	69	45	39	27	46	29	22	50	100	44	43	9	30	51	46	45	60	48	51
23	68	73	23	7	46	6	75	35	72	86	87	33	7	25	15	15	45	69	100	26	3	20	93	35	65	79	80	88
24	19	11	1	7	35	15	14	12	19	21	11	19	8	53	47	45	13	31	12	100	12	51	13	22	16	22	15	13
25	33	1	1	0	18	0	2	1	1	1	1	1	0	8	9	13	0	5	1	10	100	11	1	1	1	13	3	2
26	23	41	10	6	46	10	12	11	20	18	11	21	8	50	33	53	12	25	11	60	16	100	13	18	14	14	14	13
28	55	53	15	6	31	5	55	28	41	61	69	23	7	15	9	9	29	46	53	17	2	14	100	23	46	54	66	71
29	13	43	55	54	23	34	41	64	36	57	23	50	40	39	26	18	33	46	22	30	2	24	26	100	58	26	20	33
30	25	53	50	39	26	27	59	68	44	69	58	48	30	24	20	17	35	44	40	22	2	16	50	57	100	38	34	60
31	72	53	18	7	48	6	50	28	40	59	56	24	8	25	16	16	34	63	52	33	23	24	63	28	41	100	56	60
32	45	57	11	1	35	1	66	19	47	50	54	16	2	17	7	8	26	47	49	20	5	46	71	19	34	51	100	53
33	56	53	23	13	29	12	55	44	43	66	78	32	14	15	12	10	38	50	54	17	3	15	77	33	60	55	53	100

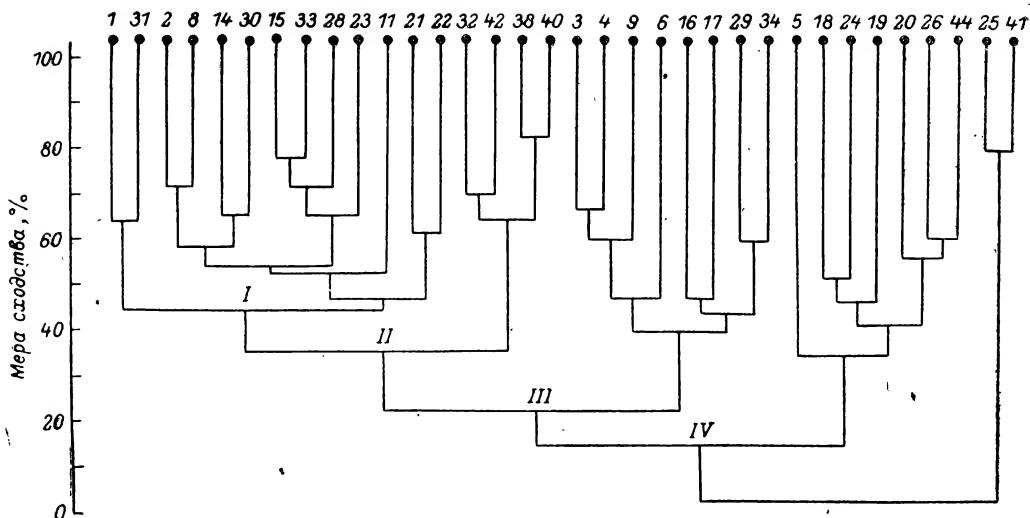


Рис. 1. Дендрограмма отношений сходства между фитоценотическими описаниями. Здесь и на рис. 3: I — группа ассоциации черничного ряда, II — брусничного ряда, III — вейникового ряда, IV — сфагнового ряда.

граммы, если попробовать интерпретировать ее «ветви» как конкретные ассоциации. В таком случае нецелесообразно оперировать каким-то формально заданным порогом, а надо исходить из структуры данных или задачи исследования.

Ниже коротко характеризуются ассоциации, выделенные на основе дендрограммы. Хотя, как было сказано, обработке подвергались только данные нижних ярусов растительности, указываем здесь и преобладающие древесные породы на пробных площадях.

1-я ассоциация. Описания 1, 31. Сосняк осоково-черничный зеленомошно-сфагновый. В древостое примесь березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. В напочвенном покрове доминируют *Vaccinium myrtillus* L., *Carex globularis* L., *Sphagnum* sp. sp., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichum commune* L. Почвы: на пробной площади 1 — торфяно-болотная, на пр. пл. 31 — оторфованная подзолистая.

2-я ассоциация. Описания 2, 8, 14, 30. Сосняк бруснично-чернично-вейниковый. В древостое примесь ели *Picea abies* (L.) Karst. и березы бородавчатой *Betula pendula* Roth. Доминанты: *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth., *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* L., *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. Почвы: на пробных площадях 2 и 8 — сильнокаменистые мало-развитые скрытоподзолистые почвы селги; на пр. пл. 14 — иллювиально-железистая подзолистая на песке; на пр. пл. 30 — дерновая поверхностно-глееватая на ленточном суглинке.

3-я ассоциация. Описания 15, 23, 28, 33. Сосняк с елью чернично-разнотравный зеленомошный. Доминанты: *Vaccinium myrtillus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Из видов разнотравья более обильны *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Rubus saxatilis* L., *Convallaria majalis* L., *Trientalis europaea* L. Все почвы поверхностно-оглеенные, с горизонтом оторфованной подстилки мощностью 5–7 см.

4-я ассоциация. Описания 11, 21, 22. Ельник разнотравно-чернично-кисличный зеленомошный. Доминанты: *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella* L., *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*. Виды разнотравья те же, что в ассоциации 3. Почвы: на пр. пл. 11, 22 — оторфованная поверхностно-глееватая суглинистая; на пр. пл. 21 — языковатая иллювиально-железистая подзолистая на супеси.

5-я ассоциация. Описания 32, 42. Сосняк чернично-брусничный лишайниково-зеленомошный. Доминанты: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*,

Pleurozium schreberi. Почвы: на пр. пл. 32 — малоразвитая фрагментарная на селёге; на пр. пл. 42 — иллювиально-железистая на завалуненной супеси.

6-я ассоциация. Описания 38, 40. Сосняк вересково-брусничный лишайниково-зеленомошный. Доминанты: *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris* (L.) Hill, *Pleurozium schreberi*, *Cladina rangiferina* (L.) Harm., *C. arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. Почвы: поверхностно оподзоленные иллювиально-железистые на песке.

7-я ассоциация. Описания 3, 4, 6, 9. Березняк (осинник) разнотравно-вейниково-снытевый. В древостое, кроме преобладающей березы бородавчатой или осины *Populus tremula* L., примесь ели и сосны *Pinus sylvestris* L. Доминанты: *Aegopodium podagraria* L., *Calamagrostis arundinacea*. Обильны также *Milium effusum* L., *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Maianthemum bifolium*, *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. Общее покрытие мохового покрова меньше 5%. Почвы: щепнистые, обычно слабооглеенные, характерен довольно мощный (7—10 см) горизонт A₁.

8-я ассоциация. Описания 16, 17, 29, 34. Ельник разнотравно-вейниковый зеленомошный. Древостой иногда полидоминантный. В напочвенном покрове доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, *Equisetum sylvaticum* L., *E. pratense* Ehrh. Моховой покров слабо развит — общее покрытие ниже 15%. Почвы: разной степени оглеенные, дерновые или оторфованные. Местами мощность горизонтов A₁ или A_{1r} до 10 см.

9-я ассоциация. Описание 5. Ельник разнотравно-чернично-осоковый сфагновый. В древостое примесь сосны, березы пушистой и осины. Доминанты: *Carex loliacea* L., *C. limosa* L., *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Sphagnum* sp. sp. Почва: торфяно-глеевая на тяжелом суглинке.

10-я ассоциация. Описания 18, 19, 24. Ельник хвощово-таволгтовый сфагновый. В древостое примесь березы пушистой. Доминанты: *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Equisetum sylvaticum*, *E. pratense*, *E. palustre* L., *Sphagnum* sp. sp. Почвы: торфяно-перегнойно-глеевые, грунтовая вода часто находится на поверхности между кочками.

11-я ассоциация. Описания 20, 26, 44. Ельник осоковый сфагновый. В древостое примесь березы пушистой. Доминанты: *Carex cespitosa* L., *C. loliacea*, *C. disperma* Dew., *C. vaginata* Tausch, *C. cinerea* Poll. Кроме осок, обильны *Filipendula ulmaria*, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Sphagnum* sp. sp. Почвы: торфяно-перегнойно-глеевые или торфяно-болотные. В последних мощность торфяного горизонта достигает 1.5 м.

12-я ассоциация. Описания 25, 41. Сосняк пушицево-кустарничковый сфагновый. Доминанты: *Ledum palustre* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Vaccinium uliginosum* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Sphagnum* sp. sp., на кочках — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*. Почва: торфяно-болотная, мощность торфяной залежи более 1.5 м.

Первые 4 ассоциации представляют ряд черничных сообществ, следующие 2 объединяют фитоценозы брусничного ряда. Дендрограмма показывает, что эти группы ассоциаций соединяются на уровне сходства 36% (рис. 1). Группа вейниковых ассоциаций (7 и 8) является таксономически промежуточной между фитоценозами брусничного и черничного рядов, с одной стороны, и серий сфагновых типов сообществ (9—12) — с другой.

Привлекает внимание большое разнообразие почвенных условий в сообществах черничной группы ассоциаций. Это свидетельствует о значительной конвергенции данных фитоценозов. Многие различающиеся по морфологии и структуре почвы оказываются для них «биологически равноценными местопроизрастаниями» (Cajander, 1909). Классическое представление о тесной взаимообусловленности типов почв и растительности верно только в общих чертах и во многом зависит от масштаба, в котором эта связь рассматривается (Ellenberg, 1958; Василевич, 1966; Боч и др., 1969; Самойлов, 1970; Пааль, 1983, и др.).

Учитывая то, что анализ больших матриц часто затруднителен, полезно основную информацию, которая в них содержится, изложить в виде графов. Это существенно облегчает интерпретацию результатов математической обработки. Первым мы построили оптимальный ориентированный дендрит (орграф),

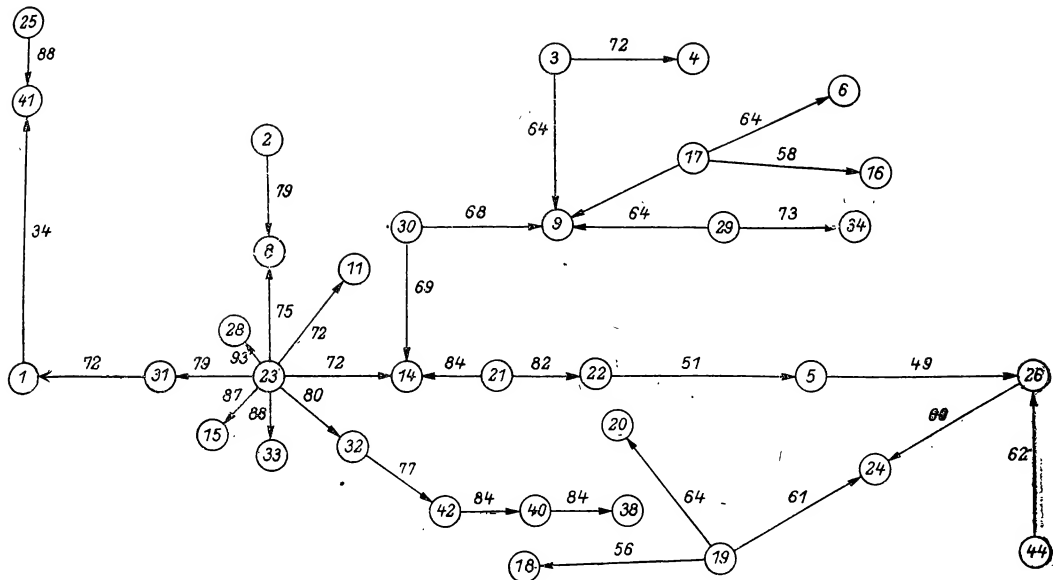


Рис. 2. Оптимальный ориентированный дендрит.

вершинами которого являются анализируемые описания, а направление линий (дуг) между ними устанавливается на основе матрицы включения. Расстояние между двумя соединенными дугой вершинами графа пропорционально сходству соответствующих им описаний (рис. 2). Данный оргграф наглядно показывает максимальные отношения включений между описаниями, что позволяет при наличии достаточно репрезентативного массива геоботанических описаний выявить некоторые закономерности таксономического континуума (Василевич, 1962) растительности, а тем самым и направления их смен.

Но такой дендрит представляет собой все-таки только односторонние связи между описаниями; в целях более подробного анализа взаимоотношений растительных сообществ желательно на графе, кроме максимальных мер включения, одновременно отражать и сходства изучаемых объектов. Это можно осуществить, построив оргграф отношений включения—сходства. В таком случае соединяют дугами все вершины, соответствующие описаниям, меры включения между которыми превышают какой-то установленный порог K ($0 \leq K \leq 100\%$). Величина порога подбирается исходя из поставленной задачи исследований.

На рис. 3 представлены оргграфы по пороговым коэффициентам 60 и 70%. При рассмотрении первой, черничной серии фитоценозов видно, что описание 23 включается в 10 остальных, а описаний, которые при данных порогах включались в него, в анализируемой выборке нет. Другими словами, степень выхода 23-й вершины равна 10, а степень входа — 0. В. Л. Андреев (1979, 1980) предлагает объекты, для которых характерна значительно большая степень выхода, чем входа, назвать «банальными»; те объекты, у которых число входящих в них стрелок превышает выходящие, он обозначает как «экзотичные». Этим подчеркивается, что у банальных объектов мало специфических признаков (в настоящем случае — характерных и дифференциальных видов), в то время как экзотичным объектам свойствен относительно большой набор признаков, отличающих их от остальных. Следовательно, описание 23 является как будто «архетипом» для данного набора описаний черничной серии фитоценозов. Оно содержит типичные виды всех этих растительных сообществ; обилие каждого вида при этом более или менее среднее по всем объектам, в которые оно включается.

Абсолютно оригинальных, или «экзотичных», описаний по графу среди черничного ряда фитоценозов нет. Все-таки у нескольких соответствующих вершин графа (14, 28, 33) степень входа заметно больше степени выхода. Данные растительные сообщества должны иметь либо более богатый видовой состав, чем другие фитоценозы этой группы ассоциаций, либо при одинаковом видовом

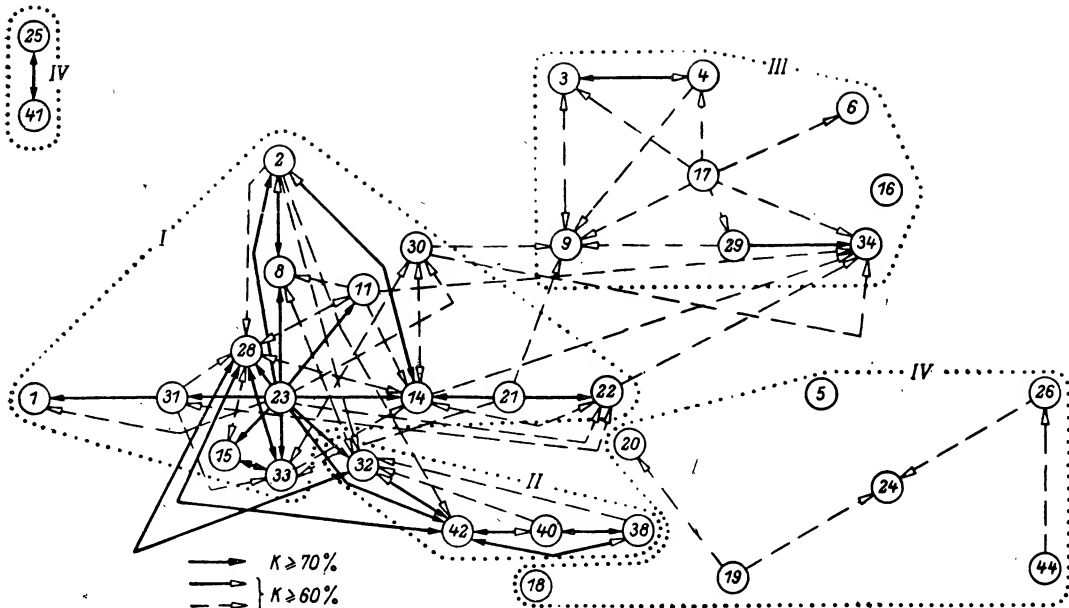


Рис. 3. Граф отношений включения—сходства при $K \geq 60\%$ и при $K \geq 70\%$.

Пунктирной линией окружены вершины, соответствующие фитоценотическим описаниям одной группы ассоциаций.

списке обилие доминантов и содоминантов должно превышать обилие этих видов в других сравниваемых сообществах. Если обработка проводилась бы только по видовому списку описаний, с учетом лишь присутствия видов, можно было бы говорить о большей флористической емкости этих оригинальных фитоценозов.

Среди описаний вейникового ряда растительных сообществ самым типичным является 17, как своеобразные выделяются описания 9 и 34. Для фитоценозов сфагновой серии из-за малого числа их в данной выборке типичных или оригинальных объектов указать нельзя. То же самое касается сообществ брусничной серии.

На основе рис. 2 и 3 можно определить некоторые направления таксономической непрерывности между анализируемыми фитоценозами. Так, например, прослеживается путь от черничного ряда сообществ к группе вейниковых фитоценозов. Сосняк с елью чернично-разнотравный зеленомошный (описание 23), являющийся по графам «центральный» сообществом среди фитоценозов черничной серии, имеет по мерам включения сильную связь с сосняками бруснично-чернично-вейниковыми (14, 30) и ельниками разнотравно-чернично-кисличными зелено-мошными (11). Последние в свою очередь связаны с березняками разнотравно-вейниково-снытевыми (9) и ельниками разнотравно-вейниковыми зеленомошными (34) из вейниковой группы ассоциаций. При этом видно, что все связи между двумя группами ассоциаций имеют одностороннюю направленность: черничные сосняки и ельники включаются в вейниковые березняки и ельники. Группа вейниковых ассоциаций является в этом смысле более оригинальной, чем группа черничных типов фитоценозов. Это понятно, так как почти все виды черничного ряда сообществ встречаются в большей или меньшей мере также в вейниковых ассоциациях.

Еще отчетливее выражена таксономическая непрерывность между черничными и брусничными сосняками. Сосняки чернично-брусничные лишайниково-зеленомошные (32, 42) являются при этом промежуточными между бруснично-чернично-вейниковыми (2, 8) и чернично-разнотравными зеленомошными (23, 28) сосняками, с одной стороны, и вересково-брусничными лишайниково-зеленомошными сосняками (38, 40) — с другой. Кроме тесной связи между черничными и брусничными сосняками, на рис. 3 хорошо видна и значительная таксономическая непрерывность внутри обеих групп ассоциаций. Многие описания включают в себя несколько иных, а сами включаются в другие.

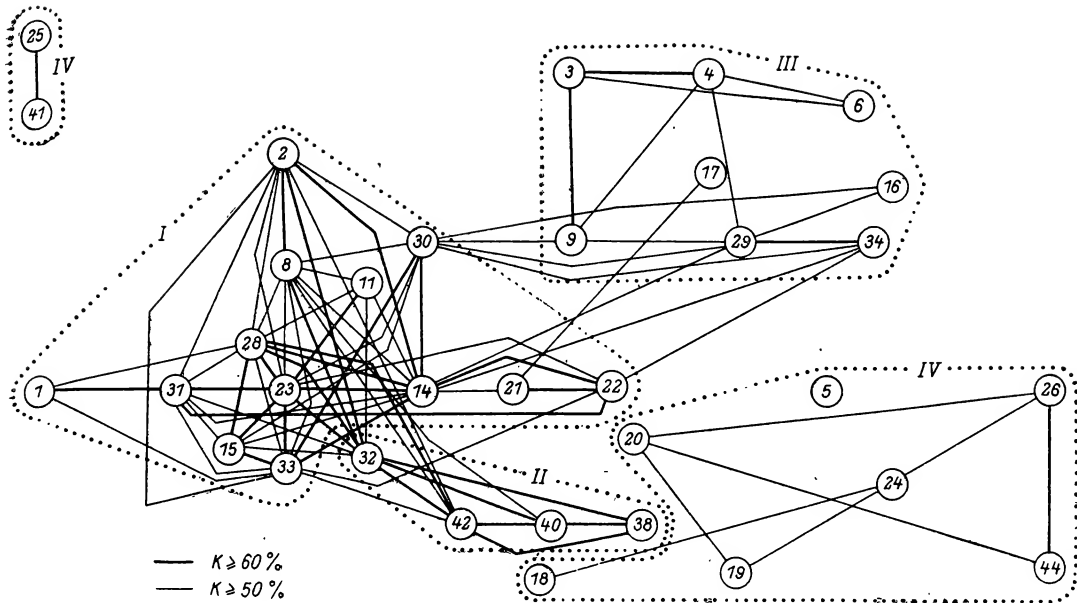


Рис. 4. Граф отношений сходства при $K \geq 50\%$ и при $K \geq 60\%$.

Обозначения те же, что на рис. 3.

В группе вейниковых ассоциаций континуальность фитоценозов проявляется слабее. Максимальные меры включения среди этих фитоценозов только в двух случаях превышают 70%. Еще меньше связаны между собой сообщества сфагновой группы ассоциаций (рис. 2); они при данных порогах не имеют отношений включения—сходства ни с одним фитоценозом других групп ассоциаций (рис. 3).

Хотя объем анализируемой в настоящей работе выборки описаний небольшой, можно все-таки сделать заключение о том, что растительным сообществам на гидроморфных почвах свойственны более высокое своеобразие и таксономическая автономность, чем фитоценозам, произрастающим на полугидроморфных или автоморфных почвогрунтах. К первым экотопам приурочены сообщества сфагновой группы ассоциаций, ко вторым — брусничные, черничные и вейниковые группы ассоциаций.

Приведенный вывод можно иллюстрировать на основе графа отношений сходства. При построении этого графа объединяют — аналогично рис. 3 — линиями (ребрами) вершины, представляющие описания, мера сходства между которыми больше выбранного порога K . На рис. 4 приведены графы отношений сходства по порогам $K \geq 50$ и $K \geq 60\%$. Как видно, меры сходства фитоценозов сфагновой группы ассоциаций с сообществами других групп меньше 50%: основная часть описаний (фитоценозов брусничных, черничных и вейниковых групп ассоциаций) оказывается по графу при пороге 50% связанной, в то время как вершины, изображающие сфагновые сообщества, образуют 3 подграф. Первый из них состоит только из одной вершины (описание 5); второму соответствуют описания 18—20, 24, 26, 44. Сообщества верховых болот (описания 25, 41) представляют третий небольшой подграф.

При увеличении пороговой меры сходства до 60%, связность между черничными и вейниковыми рядами фитоценозов прерывается, теряется также связность между большинством описаний внутри вейниковой группы ассоциаций. В пределах брусничных и черничных групп ассоциаций сохраняется довольно много ребер и при данном пороге; фитоценозы этих групп ассоциаций остаются связанными и между собой.

Анализ отношений сходства, таким образом, подтверждает, что среди исследованных растительных сообществ имеется как ряд относительно дискретных в таксономическом плане фитоценозов, так и часть сильно континуальных сообществ.

В заключение можно сказать, что меры включения и сходства, а также построенные на их основе дендрограммы и графы являются гибким аппаратом анализа растительности; эти методы применимы для изучения взаимоотношений фитоценозов разных регионов.

ЛИТЕРАТУРА

- А н д р е е в В. Л. (1978). Использование мер включения в анализе гидробиологических данных. Гидробиол. ж., 14, 6. — А н д р е е в В. Л. (1979). Системы-классификации в биогеографии и систематике (детерминистские методы). В кн.: Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. — А н д р е е в В. Л. (1980). Классификационные построения в экологии и систематике. М., Наука. — А н д р е е в В. Л., Р е ш е т н и к о в Ю. С. (1978). Анализ состава пресноводной ихтиофауны северо-восточной части СССР на основе методов теории множеств. Зоол. ж., 7, 2. — Б о ч М. С., В а с и л е в и ч В. И., И г н а т е н к о И. В. (1969). О связи растительности и почв в некоторых типах тундр и полигональных болот. Бот. ж., 54, 8. — В а с и л е в и ч В. И. (1962). О количественной мере сходства между фитоценозами. В кн.: Проблемы ботаники, 6. М.; Л., Изд. АН СССР. — В а с и л е в и ч В. И. (1966). Учение о непрерывности растительного покрова. Тр. МОИП, 27. — К о м а р о в а Т. А., С е м к и н Б. И. (1976). Динамика растительного покрова долины р. Амгуэма (Центральная Чукотка). В кн.: Биологические проблемы Севера, VII симпозиум. Ботаника (тез. докл.). Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР. — К у л и к о в а Л. С., С е м к и н Б. И., П е т у х о в а Е. Л. (1980). Использование мер включения и сходства при анализе формирования энтомофауны культурных биоценозов в Приморском крае. В кн.: Количественные методы в экологии животных. Л., Изд. ЗИН АН СССР. — П а л ь Я. Л. (1983). Сопряженность изменений растительности и среды в пределах мезокомбинаций. Экология, 1. — П е т р о в с к и й В. В., К о р о л е в а Т. М. (1979). К флоре дельты реки Колымы. Бот. ж., 64, 1. — С а м о й л о в Ю. И. (1970). Опыт количественного анализа соответствия мозаики растительности и среды на пойменных лугах. Бот. ж., 55, 6. — С е м к и н Б. И. (1972). Об аксиоматическом подходе к определению мер различия и квазиразличия на семействах множеств. В кн.: Информационные методы в системах управления, измерения и контроля, 1. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. — С е м к и н Б. И. (1973). Deskриптивные множества и их приложения. В кн.: Исследование систем, I. Анализ сложных систем. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. — С е м к и н Б. И. (1979). Эквивалентность мер близости и иерархическая классификация многомерных данных. В кн.: Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. — С е м к и н Б. И., К о м а р о в а Т. А. (1977). Анализ фитоценологических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины р. Амгуэмы на Чукотке). Бот. ж., 62, 1. — С е м к и н Б. И., К о м а р о в а Т. А. (1980). Методика использования мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ Южного Сихотэ-Алиня). Препринт. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. — С е м к и н Б. И., К у л и к о в а Л. С. (1981). Методика математического анализа списков видов насекомых в естественных и культурных биоценозах. Препринт. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. — Ю р ц е в Б. А. (1978). Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки. Комаровские чтения, 26. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. — Ю р ц е в Б. А., С е м к и н Б. И. (1980). Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. Бот. ж., 65, 12. — S a j a n d e r A. K. (1909). Über Waldtypen. Fennia, 28, 2. — E l l e n b e r g H. (1958). Über die Beziehung zwischen Pflanzengesellschaft, Standort, Bodenprofil und Bodentyp. Angewandte Pflanzensoziologie, 15. — G o o d a l l D. W. (1952). Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. Austr. J. Sci. Res., ser. B, Biol. Sci., 5, 1.

Государственный заповедник «Кивач»,
Карельская АССР,
Тихоокеанский институт географии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 22 X 1981.

Н. Д. Агапова

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О НЕКОТОРЫХ КАВКАЗСКИХ ВИДАХ РОДА *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*)

N. D. AGAPOVA. KARYOSYSTEMATIC NOTES OF SOME CAUCASIAN SPECIES OF THE GENUS
RANUNCULUS (*RANUNCULACEAE*)

Исследованы кариотипы 4 видов рода *Ranunculus* подрода *Ranunculus*, относящиеся к серии с основным числом $x=8$: *R. cappadocicus*, *R. oreophilus*, *R. bulbosus* ssp. *aleae* и *R. aragazi*. Все изученные виды — диплоиды с числом $2n=16$, у *R. cappadocicus* обнаружены В-хромосомы. Кариотипы *R. bulbosus* ssp. *aleae* и *R. aragazi* исследованы впервые, *R. cappadocicus* и *R. oreophilus* — впервые на отечественном материале. Хромосомы *R. aragazi* значительно меньше, чем у других видов этого подрода.

Материал и методика

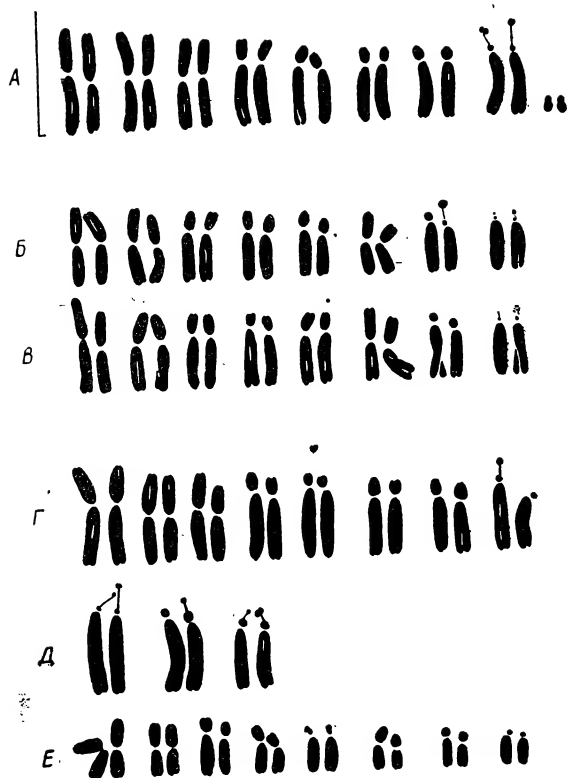
Методика кариологического исследования лютиков описана ранее (Агапова, 1981), терминология откорректирована в соответствии с новыми предложениями (Агапова, Гриф, 1982). Материал (гербарий и живые растения) был собран летом 1980 г. в Западном и Южном Закавказье. Живые растения высажены на экспериментальный участок группы биосистематики Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

1) *R. cappadocicus* Willd. 1799, Sp. Pl. 2 : 1326 (= *R. ampelophyllus* Somm. et Levier).

Этот вид чаще встречается в литературе под названием *R. ampelophyllus* (Овчинников, 1937; Davis, 1960; Кемулариа-Натадзе, 1966, и др.), однако распространены ошибочно и многочисленные синонимы. Так, в гербарии БИНА большая часть материала по этому виду определена как *R. grandiflorus* L., хотя последний резко отличается от данного вида глубоко рассеченными прикорневыми и стеблевыми листьями, а главное — сильно отогнутыми вниз чашелистиками. Вопрос о синонимике *R. ampelophyllus* подробно разбирает Л. М. Кемулариа-Натадзе (1966). Однако в обработке для «Flora of Turkey» P. Davis (1965) заменяет название *R. ampelophyllus*, использованное им ранее (Davis, 1960), на *R. cappadocicus*, по-видимому, после того, как ему удалось исследовать типовой образец Турнефора («Type: *Ranunculus cappadocicus dulcis* Doronicis radice» — Davis, 1965 : 156).

В этой же работе Davis впервые указывает уникальный признак этого вида, который до сих пор нигде в литературе не приводился — наличие у стеблевых листьев бурых округлых прилистников. Этот признак мы наблюдали не только у собранных в Красной Поляне растений, но также у всех просмотренных гербарных образцов в Общем и Кавказском секторах Гербария БИНа, а также в Гербарии Ленинградского государственного университета. Для *R. cappadocicus* характерны также листья, напоминающие виноградные (Овчинников, 1937 : 433, табл. 27, 1; Davis, 1965 : 155, f. 3), довольно толстое, длинное, горизонтальное корневище, простертые чашелистики, круглая плодовая головка с мелкими (около 1 мм) многочисленными (до 80) плодиками и округло-овальное, сильно опушенное цветоложе. Время цветения — VI—VII. Davis (1960, 1965) предположительно считает этот вид реликтовым, указывает его распространение в Турции — Лазистан и Пафлангония — и в СССР — Западный Кавказ, отмечая приуроченность к гиркано-колхидским лесам.

В Гербарии БИНА *R. cappadocicus* представлен многочисленными сборами из Грузии (Цхра-Цхаре, хр. Бахмаро, окрестности Батуми и Сухуми, Сванетия, Южная Осетия). Кемулариа-Натадзе (1966) рассматривает также две разновидности этого вида — var. *minor* (Boiss.) N. Busch — маленькие растения, встречающиеся у верхней границы лесного пояса, и var. *adzharicus* Kem.-Nat. — с блестящими, почти голыми с обеих сторон листьями (описана из Аджарии, растет во влажных ущельях нижнего и среднего горных поясов).



Хромосомы изученных видов рода *Ranunculus*.

A — *R. cappadocicus*; B — *R. oreophilus* (посевной № 536); B — то же (посевной № 566); Г — *R. bulbosus* ssp. *aleae*; Д — то же, варьирование спутничных хромосом (в частности, величины короткого плеча) в пределах одного препарата; E — *R. aragazi*.

В Красной Поляне, на горе Ачишхо, у самого снега мы собрали нецветущие растения с более мелкими кожистыми листьями, однако они погибли и кариологически исследовать их не удалось (сохранились только гербарные образцы).

Изученный образец: РСФСР, Краснодарский край, Красная Поляна, буковый лес на склоне горы Ачишхо, 18 V 1980, посевной № 606, Н. Агапова. $2n=16+2-5B$. Хромосомы крупные, общая суммарная длина хромосом диплоидного набора 73.51—97.68 мкм. Размеры хромосом представлены в табл. 1. Кариотип характеризуется следующей структурой: 3 пары метацентрических хромосом с $I^c=39.13-50$, IV пара субметацентрическая, V, VI, VII пары — субacroцентрические и VIII пара — телоцентрическая, с маленьким точечным спутником. B-хромосомы (см. рисунок, A) значительно отличаются по величине от хромосом набора.

Число $2n=16$ для этого вида (под названием *R. ampelophyllus*) впервые определила Т. В. Александро́ва (1967) у растений из Грузии. D. Goepfert (1974), изучивший содержание ДНК и общую структуру кариотипа (соотношение симметричных и асимметричных хромосом в наборе) и суммарную длину набора у 100 видов лютиков, исследовал в том числе и *R. cappadocicus* на материале из Турции (растения определил Davis). Наши данные о длине хромосом *R. cappadocicus* близки данным Goepfert.

2) *R. oreophilus* Bieb. 1819, Fl. Taur-Cauc. 3 : 383.

Этот вид описан Ф. К. Маршал-Биберштейном из Крыма, с Чатырдага. Растения имеют косое корневище, простертые чашелистики, опушенное цветоложе, плодики некрупные (около 2 мм), носик слабokrючковатый. Прикорневые листья глубоко трехраздельные, сегменты имеют зубчатый край. Очевидно, форма листа и зубцов сильно варьирует. Границы этого вида пока неясны. По мнению Кемудария-Натадзе (1966 : 198), типичный *R. oreophilus* «очень редко встречается на Кавказе, где его замещает целая группа видов, из которых наиболее близким к нему является *R. dzhavakheticus* Ovcz.».

ТАБЛИЦА 1

Характеристика хромосом изученных видов рода *Ranunculus*

Хромосомные пары	<i>R. scarpadocicus</i> , посевной № 606			<i>R. oreophilus</i> , посевной № 536		
	длина плеч, мкм	общая длина хромосомы, мкм	I^c	длина плеч, мкм	общая длина хромосомы, мкм	I^c
I	4.32+3.10 3.51+3.51	7.42 7.02	41.77 50.00	2.83+2.16 2.70+2.16	4.99 4.86	43.28 44.44
II	3.78+3.24 3.64+2.97	7.02 6.61	46.15 44.93	2.70+2.16 2.70+2.02	4.86 4.72	44.44 42.79
III	3.64+2.70 3.78+2.43	6.34 6.21	42.58 39.13	3.37+1.35 3.37+1.21	4.72 4.58	28.60 26.41
IV	4.45+1.62 4.18+1.48	6.07 5.66	26.68 26.14	3.37+1.21 3.37+1.08	4.58 4.45	26.41 24.26
V	4.05+1.21 4.05+1.08	5.26 5.13	23.00 21.05	2.97+1.08 2.83+0.81	4.05 3.64	26.66 22.25
VI	3.91+1.08 4.05+0.81	4.99 4.86	21.64 16.66	2.16+1.75 2.16+1.48	3.91 3.64	44.75 40.65
VII	4.05+0.81 4.05+0.67	4.86 4.72	16.66 14.19	3.51+0.54 3.24+0.67	4.05 3.24	13.33
VIII	4.59+ 4.45+	4.59 4.45		3.51+ 3.37+	3.51 3.37	

Собранные нами образцы по признакам внешней морфологии довольно типичны.

Изученные образцы: РСФСР: Ставропольский край, окрестности Кисловодска, Джинальский хр., склон, 16 V 1978, посевной № 536, Л. Вахтина; Армянская ССР, Иджеванский р-н, ю.-в. склон горы Аггая, 1450 м над ур. м., 19 V 1980, посевной № 609, Н. Агапова; УССР, Крымская обл., окрестности Алушты, Демерджи-яйла, 4 IX 1979, посевной № 566, В. Чупов.

Во всех образцах определено число хромосом $2n=16$. Хромосомы довольно крупные, общая длина хромосом диплоидного набора 61.20—75.13 мкм (табл. 1). В двух образцах с Кавказа в диплоидном наборе преобладают симметричные хромосомы (3 пары мета- и 2 пары — субметацентрические) и только 3 пары — асимметричные (1 — субacro-, 1 —acro- и 1 —телоцентрические). Такая структура кариотипа характерна для всех трех образцов.

В образце из Кисловодска (посевной № 536, см. рисунок, Б; табл. 1) наблюдалось три спутничных хромосомы: пара телоцентриков с точечным спутником и одна телоцентрическая хромосома с более крупным спутником величиной около 0.5 мкм. По-видимому, в этом наборе имеются две пары спутничных хромосом. Однако в образце из Армении (посевной № 609) обнаружены только две спутничные хромосомы со слабоокрашенной спутничной зоной. В образце из Крыма (посевной № 566) наблюдалась тоже только одна спутничная пара (см. рисунок, В). Необходимо продолжить кариосистематическое исследование этого вида из других районов Кавказа с обследованием популяций, отклоняющихся от «типичных» по признакам внешней морфологии.

Число $2n=16$ для *R. oreophilus* сообщается в 7 работах («Хромосомные числа цветковых растений», ХЧЦР, 1969),¹ а также в более новых публикациях. Оно определено у растений из Французских Альп (Gadella, Kliphuis, 1970), из Югославии (Susnic et al., 1972), из Швейцарии (Goepfert, 1974, материал определен Tutin), однако в перечисленных работах нет ни описания кариотипа, ни изображений хромосом.

3) *R. bulbosus* L. ssp. *aleae* (Willk.) Rouy et Fouc., 1893, Fl. Fr. 1 : 106. Собранный нами из единственного пункта материал отнесен к ssp. *aleae*, так как признаки растений полностью соответствуют ключевым признакам этого подвида (Tutin, 1964; Davis, 1965): слегка утолщенный при основании стебель,

¹ Указание на Gregory (1941) в ХЧЦР ошибочно.

веретенновидно утолщенные корни, наличие черешочка у среднего терминального сегмента прикорневого листа, однотипные базальные листья, продолговатоконическое цветоложе. Согласно Davis (1965), ареал этого подвида — Средиземноморская область, Закавказье, Северный Ирак, Северный Иран, где он замещает типовой подвид.

Изученный образец: РСФСР, Краснодарский край, Красная Поляна, Поселок, 19 V 1980, посевной № 604, Н. Агапова. Число хромосом $2n=16$, хромосомы крупные, общая длина диплоидного набора — от 80.26 до 108.83 мкм (см. рисунок, Г; табл. 2). Следует особо отметить, что у этого таксона не только в пределах образца, но даже на одном препарате наблюдается значительное варьирование степени сокращения хромосом и их плеч, влияющее на величину центромерного индекса (I^c). В наборе имеются 3 пары симметричных хромосом (чаще всего — 3 метацентрические пары, но иногда 2 метацентрические и 1 субметацентрическая) и 5 пар асимметричных (обычно 4 пары субacroцентриков и 1 телоцентрическая спутничная пара). Обращает на себя внимание изменчивость величины короткого плеча спутничной хромосомы (см. рисунок, Д). Мы наблюдали это явление ранее (Агапова, Земскова, 1982) при изучении кариотипа *R. polyanthemus* L. у образцов из разных точек ареала, но не в пределах одного образца.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика хромосом изученных видов рода *Ranunculus*

Хромосомные пары	<i>R. bulbosus</i> ssp. <i>aleae</i> , посевной № 604			<i>R. aragazi</i> , посевной № 621		
	длина плеч, мкм	общая длина хромосом, мкм	I^c	длина плеч, мкм	общая длина хромосом, мкм	I^c
I	4.32+2.83	7.15	39.58	2.29+2.16	4.45	48.53
	4.32+2.56	6.88	37.20	2.02+1.89	3.91	48.33
II	3.37+2.83	6.20	45.64	2.02+1.62	3.64	44.50
	3.24+2.83	6.07	46.62	1.89+1.62	3.51	46.15
III	3.64+2.29	5.93	38.61	2.83+0.94	3.77	24.93
	3.10+1.89	4.99	37.87	2.43+0.94	3.37	27.89
IV	4.86+1.21	6.07	19.93	2.29+0.81	3.10	26.12
	4.32+1.21	5.53	21.88	1.89+0.81	2.70	30.00
V	4.99+0.81	5.80	13.96	2.56+	2.56	
	4.59+0.81	5.40	15.00	0.67		
VI	4.18+1.08	5.26	20.53	0.54		
	4.05+0.94	4.99	18.83	1.75+1.08	2.83	38.16
VII	3.78+1.08	4.86	22.22	1.48+0.94	2.42	38.84
	3.64+1.08	4.72	22.88	2.02+0.54	2.56	21.09
VIII	4.86+	4.86		1.75+0.67	2.42	27.68
	3.78+	3.78		2.16+	2.16	
				1.89+	1.89	

Большинство исследователей (ХЧЦР, 1969) сообщают для *R. bulbosus* хромосомное число $2n=16$. Единственным исключением является число $2n=14$ (Matsuura, Sutô, 1935); однако сами авторы сомневаются в принадлежности исследованного ими материала к этому виду. Более новые данные подтверждают для *R. bulbosus* число $2n=16$. Оно определено у растений из Голландии (Gadella, Kliphuis, 1968), Словакии (Majovsky et al., 1974), Индии (Sharma, 1970; Roy, Sharma, 1971), Канады (Кароор, 1972), с о. Майорка (Dahlgren et al., 1971). То же число сообщается и для ssp. *bulbosus* — из Южной Франции (Van Loon et al., 1971) и Италии (Tornadore, Garbari, 1970), ssp. *adscendens* (Brot.) Neves — из Испании (Löve, Kjellqvist, 1974) и ssp. *gallecicus* (Freyn ex Willk.) P. W. Ball et Heywood (Goepfert, 1974). В единственной работе есть указание на В-хромосомы (Marchi et al., 1975). Изображения хромосом *R. bulbosus* имеются только в трех работах. В одной из них (Neves, 1950) представлен рисунок метафазной пластинки (микротомный препарат) ssp. *adscendens*, на котором хо-

рошо видны 2 спутничные хромосомы. В сообщении N. Tornadore и F. Garbari (1970) есть рисунок (давленный препарат) хромосом типового подвида. На нем представлены 5 пар асимметричных хромосом, одна из которых приближается к телоцентрическому типу, но спутники не выявлены. И наконец, только один исследователь (Kurita, 1958), кроме рисунка хромосом *R. bulbosus* и *R. bulbosus* var. *valdepubens*, дает анализ кариотипа (3 пары хромосом с медианной или субмедианной центромерой и 5 пар — с субтерминальной центромерой.). Кариотип очень близок к описанному нами, только спутник несколько крупнее (около 0.5 мкм).

4) *R. aragazi* Grossh. 1948, Докл. АН Арм ССР, 8,2 : 83. Этот узкоэндемичный вид известен только из Южного Закавказья с горы Арагац.

Изученный образец: Армянская ССР, гора Арагац, 2800 м над ур. м., 13 VI 1980, посевной № 621, Н. Агапова.

А. А. Гроссгейм в 1948 г. при описании *R. aragazi* наблюдал только цветущие растения, поэтому не дал характеристики плодов. Все просмотренные нами гербарные образцы (Гербарий БИНа и Института ботаники АН Армянской ССР) — это растения в стадии цветения. Хотя в первоописании Гроссгейм называет растения этого вида голыми, при внимательном исследовании типового материала видно, что из 7 растений 3 имеют опушение, более заметно выраженное в верхней части цветоноса.

Число хромосом для *R. aragazi* определено А. И. Погосяном и др. (1969). Кариотип этого вида изучен нами впервые. Хромосомы мелкие. Общая суммарная длина хромосом диплоидного набора — от 40.22 до 55.18 мкм, т. е. почти вдвое меньше, чем у предыдущих трех видов (см. рисунок, Е; табл. 2). Самая крупная в наборе — I метацентрическая пара, II или III пара по величине — тоже метацентрик. Остальные пары более асимметричны, однако вследствие их малого размера, незначительных различий по величине между соседними парами и, видимо, дифференциальной спирализации идентификация отдельных пар невозможна. Различаются две телоцентрические пары. У одной пары наблюдалась нить на коротком плече, и, таким образом, есть основания считать ее спутничной. У другой пары только на одной метафазной пластинке можно было рассмотреть притянутые спутники, по-видимому слегка превышающие по величине маленькое плечо.

Обсуждение

Из изученных нами видов первые два относятся, согласно делению Davis (1960), к серии *Rhizomatosi*, или группе А (Davis, 1965), — с удлинненными горизонтальными или косыми корневищами, а два других (*R. bulbosus* ssp. *aleae* и *R. aragazi*) — к серии *Praemorsi* (Davis, 1960), или группе В (Davis, 1965), — с коротким прямым корневищем. Все исследованные виды имеют диплоидное число $2n=16$, т. е. основное число $x=8$.

Goepfert (1974) указывает, что в отличие от лютиков (из секции *Ranunculus*) с основным числом $x=7$, которые часто трудно разделить на указанные выше две серии из-за корневищ переходного типа, лютики с основным числом $x=8$ четко делятся на серии *Rhizomatosi* и *Praemorsi*. При этом Goepfert (1974) отмечает интересную особенность: представители обеих серий — с длинным и с коротким корневищем, обладающие основным числом $x=8$ (в отличие от видов с $x=7$), имеют опушенное цветоложе. По его мнению, этот признак может быть скоррелирован с основным числом хромосом в секции.

В изученном нами материале можно наблюдать эту закономерность у представителей серии *Rhizomatosi* — *R. cappadocicus* и *R. oreophilus*, а также у исследованных ранее *R. caucasicus* Boiss., *R. dissectus* Bieb., *R. crimeus* Juz. (Агапова, 1981) и у видов серии *Praemorsi* — *R. bulbosus* ssp. *aleae* и *R. aragazi*, а также у *R. neapolitanus* Ten., *R. repens* L., *R. nemorosus* DC. (Агапова, 1981) и *R. polyanthemos* (Агапова, Гриф, 1982).

Как показал М. Kurita (1966), виды лютика с основным числом $x=8$ имеют более сложные кариотипы, чем виды с $x=7$. Различия между видами, имеющими основное число $x=8$, заключаются в различиях по размеру хромосом (Kurita, 1957, 1958), при этом преобладают виды с крупными хромосомами — они составляют большинство. Гораздо меньше видов с мелкими хромосомами. Кроме

того, различия могут касаться общей структуры кариотипа, т. е. определенного соотношения в наборе симметричных и асимметричных пар. I тип, по Kurita (1961), характеризуется 4 парами хромосом с медианной или субмедианной центромерой и 4 парами хромосом с субтерминальной центромерой. К этому типу можно отнести исследованный нами кариотип *R. carpadocicus*. Согласно Goepfert (1974), I тип, который встречается не только в 4 секциях рода *Ranunculus* L. (Кароог, Löve, 1970), но также у рода *Trautvetteria* Fisch. et Mey, — менее продвинутый, анцестральный тип, по крайней мере у лютиков. Если это предположение правильно, оно согласуется с представлением о *R. carpadocicus* как о реликтовом виде.

II тип (Kurita, 1961) характеризуется преобладанием в наборе асимметричных хромосом с субтерминальной центромерой (пять пар), в то время как симметричных — только три пары. К этому типу можно отнести кариотип *R. bulbosus* ssp. *aleae*.

В то же время трудно отнести к какому-либо из двух типов кариотип *R. oreophilus*, имеющий в наборе 3 метацентрические и 2 субметацентрические пары. По-видимому, классификация кариотипов лютиков с основным числом $x=8$ нуждается в более детальной разработке, возможно, с учетом числа спутничных хромосом в диплоидном наборе. Что касается *R. aragazi*, то этот редкий высокогорный эндемик с небольшим ареалом отличается очень мелкими хромосомами. Общая длина хромосом диплоидного набора у этого вида не только значительно меньше, чем у других изучавшихся видов, но даже меньше, чем у ранее исследованных *R. caucasicus* (78.30 мкм) и *R. dissectus* (61.54 мкм). У видов типовой секции мы впервые наблюдаем такие мелкие хромосомы.

По мнению Kurita (1961), уменьшение хромосом — признак, полученный в ходе эволюции вида; при сравнении близких видов с одинаковым числом хромосом можно полагать, что это произошло благодаря более компактной конденсации хромосомы и слабому уменьшению хроматина. По-видимому, у *R. aragazi* мелкие хромосомы — результат общей эволюционной продвинутой таксона, как и малые размеры растений, небольшое число мелких, сильно рассеченных прикорневых листьев, редукция числа цветков до одного.

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова Н. Д. (1981). Сравнительно-кариологическое исследование некоторых лютиков европейской части СССР. Бот. ж., 66, 4. — Агапова Н. Д., Гриф В. Г. (1982). О хромосомной терминологии. Бот. ж., 67, 9. — Агапова Н. Д., Земскова Е. А. (1983). Исследование кариотипа *Ranunculus plynthemos* (Ranunculaceae). Бот. ж., 68, 3. — Александрова Т. В. (1967). Кариогеографическая характеристика некоторых кавказских видов рода *Ranunculus*. Бот. ж., 52, 1. — Кемулариа-Натадзе Л. М. (1966). Раналиевые на Кавказе и их таксономия. Тбилиси, Мецниереба. — Овчинников П. Н. (1937). Род Лютик — *Ranunculus* L. в кн.: Флора СССР, 7. М.; Л., Изд. АН СССР. — Погосян А. И., Наринян С. Г., Восканян В. Е. (1969). К кариогеографическому изучению флоры горного массива Арагац. Биол. ж. Армении, 22, 10. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука. — Dahlgren R., Karlsson Th., Lapsen P. (1971). Studies on the flora of the Balearic Islands I. Chromosome numbers in Balearic angiosperms. Bot. Not., 124. — Davis P. H. (1960). Materials for a flora of Turkey: IV. *Ranunculaceae*. II. Not. Roy Bot. Gard. Edinb., 23, 2. — Davis P. H. (1965). Flora of Turkey and the East Aegean Islands, 1. Edinb. Univ. Press. — Gadella Th. W. J., Kliphuis E. (1968). Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. IV. Proc. Roy. Netherlands, Acad. Sci., ser. C 71. — Gadella Th. W. J., Kliphuis E. (1970). Chromosome studies in some flowering plants collected on the French Alps (Hante Savoie). Rev. Gen. Bot., 77. — Goepfert D. (1974). Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. Bot. Not., 127. — Кароог В. М. (1972). In IOPB chromosome number reports. XXXV. Taxon, 21. — Кароог В. М., Löve A. (1970). Chromosomes of Rocky Mountain *Ranunculus*. Caryologia, 23, 4. — Kurita M. (1957). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. III. Karyotypes of subtribe *Ranunculinae*. Rep. Biol. Inst. Ehime Univ., 2. — Kurita M. (1958). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. X. Karyotypes and chromosome numbers of some genera. Rep. Biol. Inst. Ehime Univ., 6. — Kurita M. (1961). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XVIII. Karyotypes of several species. Mem. Ehime Univ., Sect. II (Sci.), ser. B, 4, 2. — Kurita M. (1966). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XXIV. Mem. Ehime Univ., Sect. II (Sci.), ser. B, 5, 3. — Löve A., Kjellqvist E. (1974). Cytotaxonomy of Spanish plants, III. Dicotyledons: *Salicaceae* — *Rosaceae*. Lagascalia, 4. — Majovsky J. et al. (1974). Index of chromosome numbers of Slovakian Flora (part 4). Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae Bot., 23. — Marchi P., Capineri R., D'Amato C. (1975). Numeri cromosomici

per la Flora Italiana. Inform. Bot. Ital., 7. — M a t s u r a H., S u t ô T. (1935). Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants. I. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 5, Bot., 5, 5. — N e v e s J. B. (1950). Sobre a cariologia de algumas espécies de *Ranunculus* L. e de *Ornithogalum* L. da Flora do Gerês. Agronomia Lusitana, 12, 4. — R o y S. C., S h a r m a A. K. (1971). Cytotaxonomic studies on Indian *Ranunculaceae*. Nucleus, 14. — S h a r m a A. K. (1970). Annual report, 1967—1968. Res. Bul. Univ. Calcutta (Cytogenetic Lab.), 2. — S u s n i c F., D r u s k o v i c B., L ö v e A., L ö v e D. (1972). In IOPB chromosome number reports. XXXVI. Taxon, 21. — T o r n a d o r e N., G a r b a r i F. (1970). In Numeri cromosomici per la flora Italiana. Inform. Bot. Ital., 2. — T u t i n T. G. (1964). *Ranunculus* L. In: Flora Europea, 1. Cambridge. — V a n L o o n J. C., G a d e l l a T. W. J., K l i p h u i s E. (1971). Cytological studies in some flowering plants from Southern France. Acta Bot. Neerl., 20. — V a n L o o n J. G., J o n g H. D. (1978). In IOPB chromosome number reports. LIX. Taxon, 27.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 V 1982.

УДК 581.162.3 : 582.671.2

И. И. Шамров

АНТЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ТРЕХ ВИДОВ РОДА *CERATOPHYLLUM* (*CERATOPHYLLACEAE*)

I. I. S H A M R O V. ANTNECOLOGICAL INVESTIGATION OF THREE SPECIES OF THE GENUS
CERATOPHYLLUM (*CERATOPHYLLACEAE*)

Представлены результаты антэкологического исследования трех видов рода *Ceratophyllum*. Прослежен онтогенез женского цветка и выявлены особенности строения мужских и женских цветков к моменту опыления. Получены данные по прорастанию пыльцы на искусственной питательной среде и определена степень ее фертильности. Обсуждаются некоторые аспекты цветения и плодоношения в связи с экологическими условиями.

Представители сем. *Ceratophyllaceae* встречаются в пресных водоемах всего земного шара. Наибольшее распространение имеет *Ceratophyllum demersum* — растение-космополит. Роголистники относятся к многолетним подводным травам, лишенным корней. Закрепление их в донном субстрате осуществляется с помощью нижних мутовок листьев. Для них характерны раздельнополые цветки, членистые стебли и листья, разделенные на линейные доли. Устьица отсутствуют. Ксилема редуцирована. Все репродуктивные процессы происходят под водой.

В связи с высокой специализацией, обусловленной подводным образом жизни, большой интерес представляет изучение экологии опыления и плодоношения роголистниковых. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют об их редком цветении и плодоношении, что связано, вероятно, с отсутствием оптимальных условий (Guppy, 1894; Arber, 1920; Muenscher, 1940; Meissner, 1954, и др.). Механизм опыления у *C. demersum* мало изучен (Ascherson, 1871; Ludwig, 1881; Roze, 1892, и др.).

Ранее мы приводили данные, касающиеся антэкологии этих растений (Шамров, 1980). Эмбриологическое исследование (Батыгина и др., 1980, 1982; Батыгина, Шамров, 1981а, б; Шамров, 1981) позволило выявить особенности развития и строения пыльников и семязпочек, что дало возможность понять и объяснить некоторые аспекты процесса опыления.

В настоящем сообщении приведены данные по цветению трех видов роголистника из различных мест обитания, по проращиванию пыльцы на искусственной питательной среде, по процессам опыления и оплодотворения, на основании которых обсуждены вопросы плодоношения.]

Материал и методика исследования

Объектами исследования были три вида роголистника: *Ceratophyllum demersum*, *C. pentacanthum*, *C. submersum*. Материал собран в течение 1978—1980 гг. в местах естественного произрастания в Ленинградской (пруды Пав-

ловского парка) и Харьковской (старица р. Уды около пос. Песочин) областях, в Астраханском и Хоперском (Воронежской обл.) государственных заповедниках.

Для изучения эмбриональных структур брали мужские и женские цветки на разных стадиях развития. Материал фиксировали в смеси FAA (70% этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в пропорции 100 : 7 : 7) и обрабатывали по общепринятой цитоэмбриологической методике (Прозина, 1970). Толщина срезов 10—20 мкм. Препараты окрашивали сафранином по Картису, функсин-сернистой кислотой по Фельгену с подкраской алциановым синим и светлым зеленым. Наличие кислых мукополисахаридов в канале столбика выявляли алциановым синим (Steedman, 1950). Фертильность пыльцы определяли по методике Д. А. Транковского (1929, см. Паушева, 1970) в условиях культуры *in vitro*. В качестве искусственной питательной среды использовали воду и растворы сахарозы различной концентрации (2,5, 5, 10, 15, 20, 40%). Поскольку в растворах с содержанием сахарозы, равным 15% и больше, происходило разрушение пыльцевых зерен, в дальнейшем такая среда была исключена из исследования. Проращивание производили при комнатной температуре (около 18°C) и в термокамере (25—26 °C). Полученные пыльцевые трубки окрашивали ацетокармином. Готовность рыльца к опылению выявляли с помощью 1—2% раствора перманганата калия (Robinson, 1924). Рисунки выполняли с применением рисовального аппарата РА-4 на микроскопе МББ-1А.

Результаты исследования

Цветение и опыление. В литературе роголистники определяют как раздельнополые, однодомные растения с одиночными цветками. Ранее (Шамров, 1980) мы указывали, что мужские цветки располагаются чаще по два в одном узле. В дальнейшем выяснилось, что такая особенность присуща всем изученным нами видам, и, таким образом, давая характеристику сем. *Ceratophyllaceae* и роду *Ceratophyllum*, следует указывать в качестве одного из признаков наличие преимущественно двух мужских цветков в пазухе одной мутовки листьев. Женские цветки, как правило, одиночные.

В материале из Хоперского заповедника отмечены случаи нахождения в одном узле двух женских, женского и мужского (1—2 случая на растение), реже трех мужских цветков.

Цветки роголистников небольшие (1,5×2,0 мм), бокаловидной формы. Околоцветник простой, состоит из 10 листочков бледно-зеленого цвета. Гинецей мономерно-апокарпный (Тахтаджян, 1964). В андроее 15—20 сидячих тычинок.

Исследованные виды обильно растут в неглубоких старицах, вдоль берегов мелких прудов и озер, заросших частухой, сусаком, осоками в комплексе с элодеей и ряской. Цветение и плодоношение обычно наблюдались у растений, закрепленных в донном субстрате и образующих небольшие группы на глубине 25—30 см.

В Харьковской и Воронежской областях начало цветения роголистников отмечено в конце июня, массовое цветение — в первых числах июля. В Ленинградской обл. первые цветущие растения *C. pentacanthum* обнаружены в начале июля, массовое цветение — в середине этого месяца.

Детальное наблюдение проведено за цветением *C. demersum* в Хоперском заповеднике. Число мужских и женских цветков в период цветения примерно одинаково и составляет 10—12 каждого пола в начале цветения и 25—30 в момент массового цветения. Цветки одного растения находятся на разных стадиях развития. Соотношение женских цветков со зрелыми зародышевыми мешками и мужских со зрелой пыльцой в ходе цветения этого вида изменяется. В начале цветения число цветков обоего пола незначительно (1—2). Во время массового цветения число женских цветков составляет 9—10, мужских — 4—5 на одно растение.

Относительно двух других изученных видов роголистника следует отметить, что число цветков во время цветения у них варьирует в зависимости от места произрастания. Однако оно значительно меньше, чем у *C. demersum* из Хоперского заповедника.

В литературе отсутствуют детальные данные, касающиеся онтогенеза женского цветка и его состояния к моменту опыления у представителей рода *Ceratophyllum*. В связи с этим мы изучили развитие женского цветка, начиная с бутонов размером в 0.1 мм. Примордий единственного плодолистика в таких бутонах слегка расширен в основании, его края еще не сомкнуты и их рост происходит неравномерно. Большее разрастание сначала обнаруживается с вентральной, а затем всегда с дорсальной сторон (рис. 1, 1—4). Такой характер роста краев плодолистика сохраняется в дальнейшем (рис. 1, 5—9). Наконец, они смыкаются, нижняя часть плодолистика дифференцируется в завязь яйцевидной формы, в которой обычно развивается одна ортотропная, красинуцеллятная семязпочка с одним интегументом. Имеется столбик, внутри которого проходит канал (рис. 1, 10).

На стадии созревания зародышевого мешка (цветок размером 1.5—2.0 мм) в дистальной части плодолистика выявляется желобок, расширенный в основании (рис. 1, 9, p). Выстилающие его клетки довольно крупные, прямоугольной формы (рис. 1, 11). Выявлено, что поверхность желобка, за исключением его апикальной зоны, способна воспринимать пыльцу. Таким образом, дистальная часть плодолистика роголистника представляет собой рыльце. Следует подчеркнуть, что степень развития рыльца варьирует. У *C. submersum* мы наблюдали слабо выраженное рыльце. В таком случае большие размеры имел столбик.

Положительная реакция рыльцевой поверхности на раствор перманганата калия выявляется со стадии 2-ядерного зародышевого мешка (рис. 1, 8, p). Ее способность воспринимать пыльцу обнаруживается к моменту созревания зародышевого мешка и длится довольно долго. Дополнительные пыльцевые трубки, растущие по каналу столбика, наблюдались на первых стадиях развития зародыша.

В женском цветке к моменту опыления изменяется положение столбика и рыльца. В начале развития они располагаются так, что их продольные оси совпадают (рис. 1, 6—8). В дальнейшем начинается изгибание рыльца в направлении оси стебля, в результате чего оно оказывается обращенным всей поверхностью желобка вверх и в месте перехода в столбик обнаруживается канал (рис. 1, 9, 10).

Женские цветки, находящиеся в разных узлах одного растения, располагаются по отношению друг к другу приблизительно под углом в 90°. При этом рыльца оказываются в разных плоскостях, что очень важно для осуществления процесса опыления.

Рассмотрим теперь особенности строения пыльников к моменту опыления. По мере созревания в верхней части и вокруг проводящего пучка связника пыльника происходит образование воздушных полостей (рис. 2, 1). Тычинки, в пыльниках которых имеется зрелая 2-клеточная пыльца, отрываются затем от цветоложа цветка и всплывают на поверхность воды. В таком взвешенном состоянии они находятся от 6 до 24 ч, после чего пыльники вскрываются. Места вскрывания в пыльниках всегда обращены к поверхности воды. И таким образом высвободившаяся пыльца попадает непосредственно в воду и медленно опускается на рыльца женских цветков. Следует отметить, что иногда вскрывание пыльников отдельных наружных тычинок наблюдается еще внутри цветка (Шамров, 1981).

Процесс оплодотворения. В связи с фактом редкого плодотворения роголистников проведено определение степени фертильности пыльцы. У *C. pentacanthum* и *C. submersum* первые признаки прорастания пыльцы обнаруживаются через 30—45 мин после ее помещения на искусственную питательную среду. Прорастание начинается с разбухания пыльцевого зерна и выхода пыльцевой трубки из апертуры (рис. 2, 2, 8). Генеративная клетка и ядро вегетативной клетки в зрелом 2-клеточном пыльцевом зерне располагаются в центре. К моменту выхода пыльцевой трубки и на первых этапах ее роста они перемещаются в сторону апертуры, а затем — в направлении кончика пыльцевой трубки. В пыльцевую трубку первым входит ядро вегетативной клетки (рис. 2, 3—11). Образование спермиев происходит после достижения пыльцевой трубкой длины около 0.2 мм. Наибольшая ее длина при проращивании на искусственной питательной среде составляет 1 мм при ширине 0.01 мм. В ходе

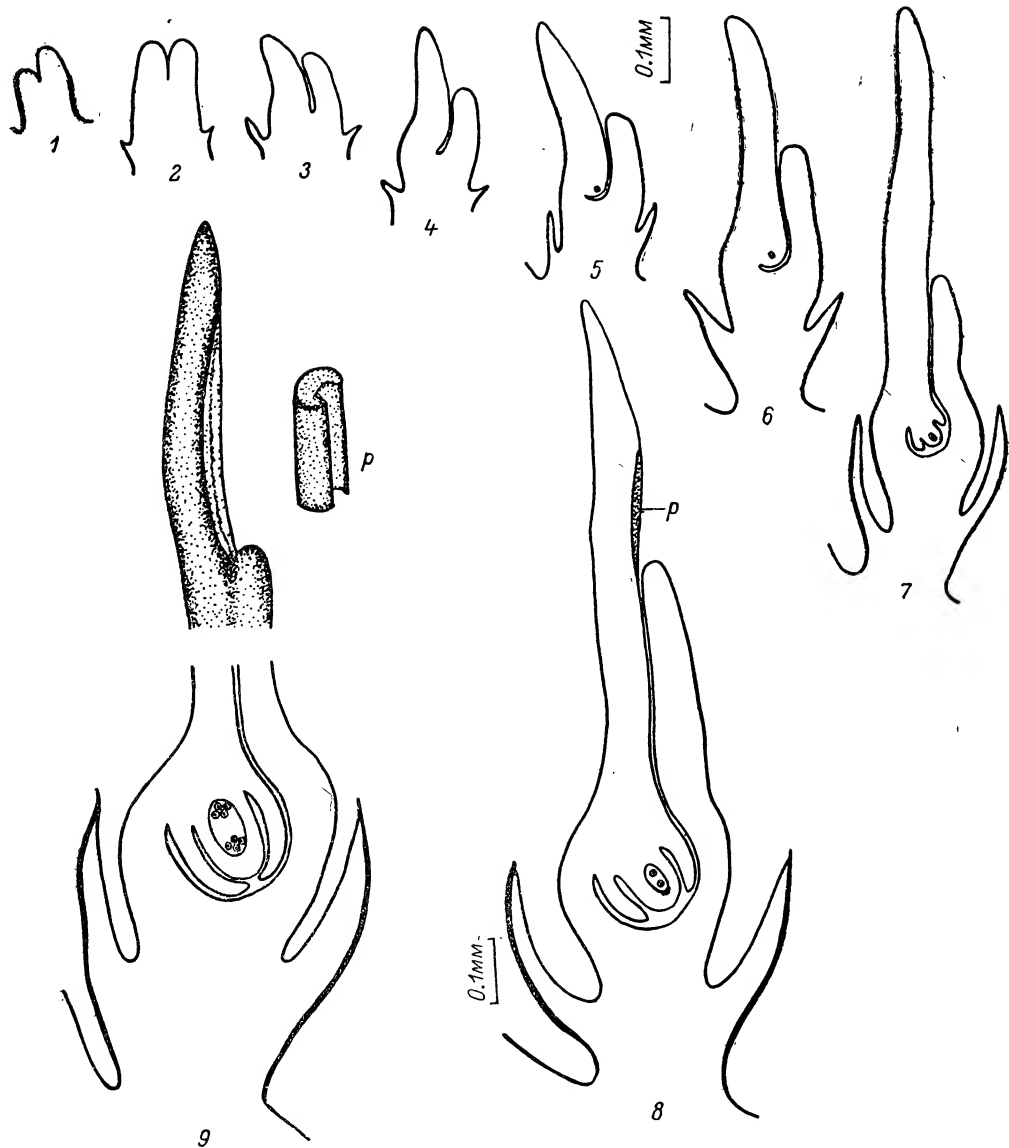


Рис. 1. Развитие плодолистика и семязпочки у видов рода *Ceratophyllum* (продольный срез).

1—10 — *C. pentacanthum*; 11 — *C. demersum*. 8, п — область рыльца, окрашивающаяся в темный цвет раствором перманганата калия; 9, п — поперечное сечение рыльца, виден желобок; зм — зародышевый мешок, и — интегумент, пп — проводящий пучок, к — канал в столбике; 11, а—г — последовательные поперечные срезы через рыльце и столбик.

роста в пылевой трубке выявляется крахмал, количество которого постепенно уменьшается. В процессе прорастания в некоторых пылевых трубках отмечены каллезные пробки, сопровождающиеся вздутиями (рис. 2, 6).

Была выявлена оптимальная искусственная питательная среда для прорастания пыльцы. Предварительное исследование показало наличие в канале столбика слизи, содержащей вещества углеводной природы, которые, по-видимому, принимают самое непосредственное участие в прорастании пыльцы и росте пылевых трубок в естественных условиях. В связи с этим для проращивания пыльцы были взяты вода и растворы сахарозы различной концентрации. Для пыльцы *C. pentacanthum* лучшими оказались вода и 2.5% раствор сахарозы, *C. submersum* — 5% раствор сахарозы. У *C. submersum* прорастание пыльцы в воде было медленным, тогда как в 5% растворе сахарозы скорость прорастания увеличивалась вдвое.

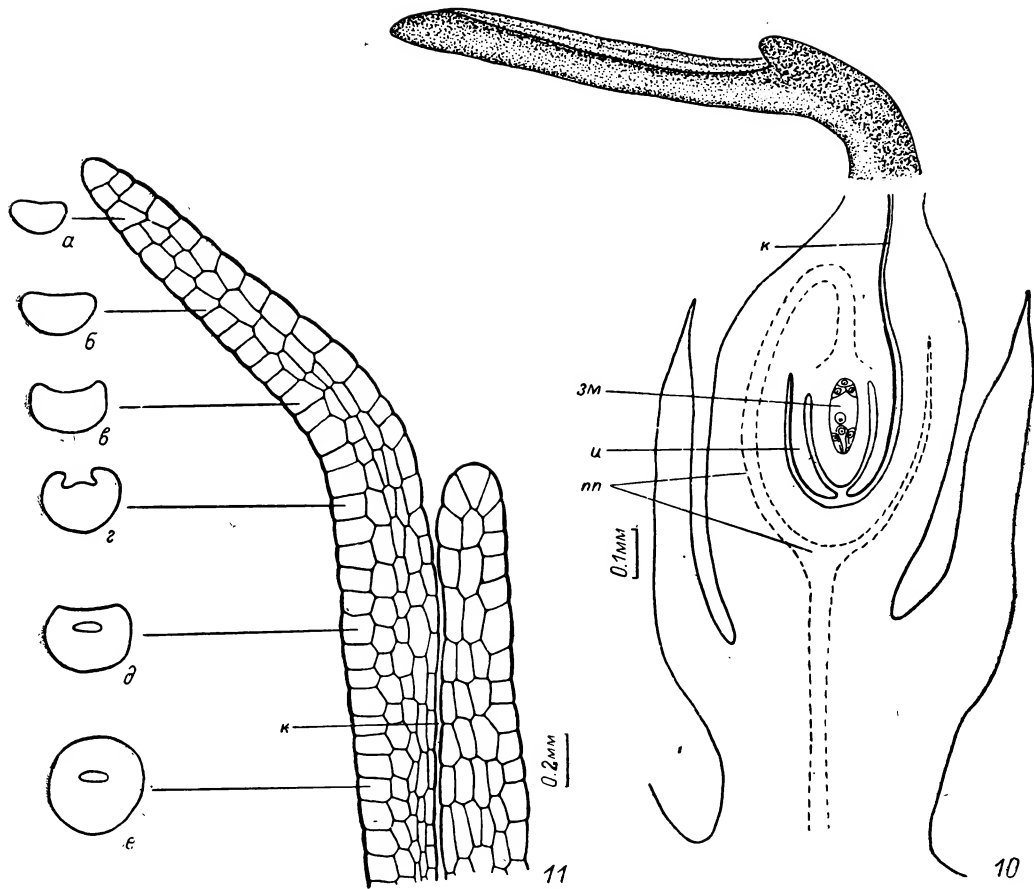


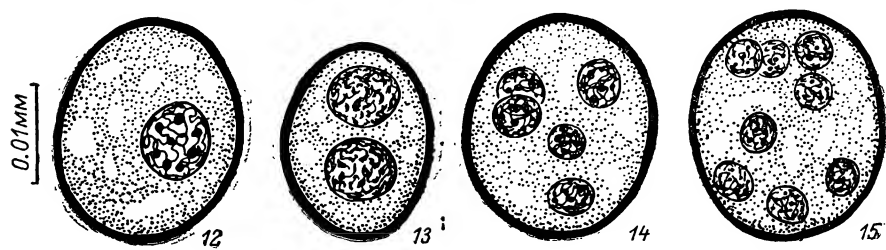
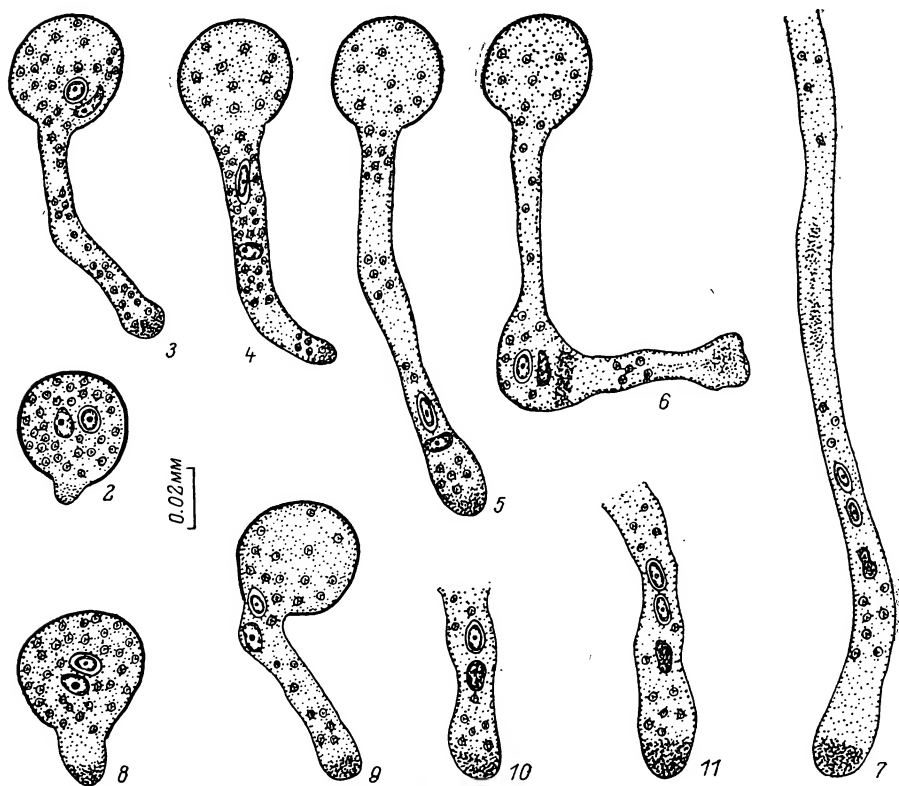
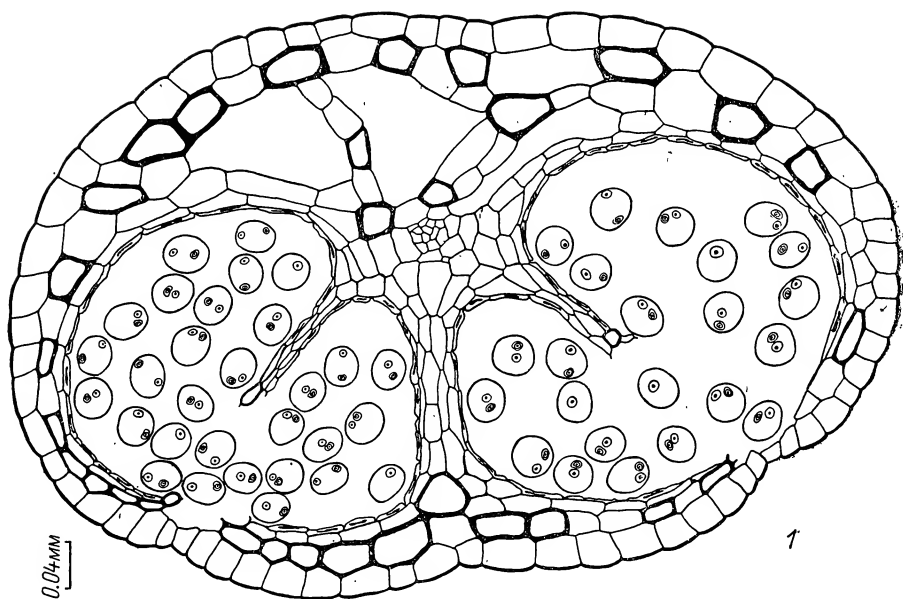
Рис. 1 (продолжение).

Пыльцевые зерна почти не прорастали, если проращивание проводилось при температуре около 18°C . Так, у *C. pentacanthum* в воде при температуре 18° через 4 ч наблюдалось лишь разбухание пыльцевых зерен, тогда как в воде в условиях термокамеры при температуре $25-26^{\circ}$ — образование пыльцевых трубок, длина которых составляла в среднем 0.5 мм.

Способность пыльцы прорасти на искусственной питательной среде позволила нам определить степень ее фертильности. У *C. pentacanthum* (Ленинградская обл.) в 2.5% растворе сахарозы через 4.5 ч обычно прорастало около 80%, у *C. submersum* (Воронежская обл.) — в среднем 85% пыльцы.

У *C. pentacanthum* обнаружены аномальные пыльцевые зерна, которые не прорастают. Они крупнее нормальных, без крахмала и содержат 2, 4 и 8 ядер различной величины (рис. 2, 12—15). Пыльников с такого рода аномалиями в развитии пыльцы отмечено сравнительно мало. Однако число пыльцевых зерен с нарушениями составляло в каждом пыльнике около 30—35%.

Было проведено наблюдение за прорастанием пыльцы, попавшей на рыльце. Пыльца проходит по желобку в направлении канала, где и прорастает. Канал столбика у изученных видов роголистника заполнен слизью, содержащей кислые мукополисахариды. Пыльцевая трубка (иногда их несколько) растет по каналу вниз. Перед вхождением в полость завязи в ней образуются спермии, которые, как и в условиях *in vitro*, в процессе всего развития находятся за ядром вегетативной клетки. Попадая в полость завязи, пыльцевая трубка проходит между ее стенкой и интегументом к микропиле (рис. 3, 1). В семязпочке к моменту оплодотворения уже имеется зрелый зародышевый мешок Polygonum-типа. В центральной клетке произошло слияние полярных ядер. Пыльцевая трубка, войдя в микропиле, растет по межклетникам клеток нуцеллярного колпачка и нижележащих слоев паритеальной ткани. Внедряясь в одну из



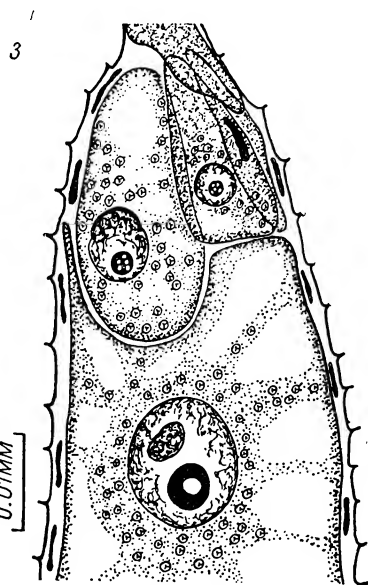
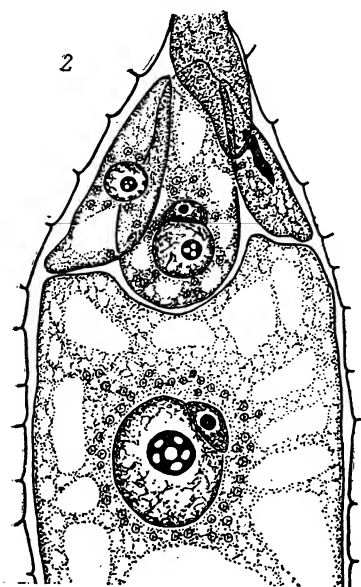
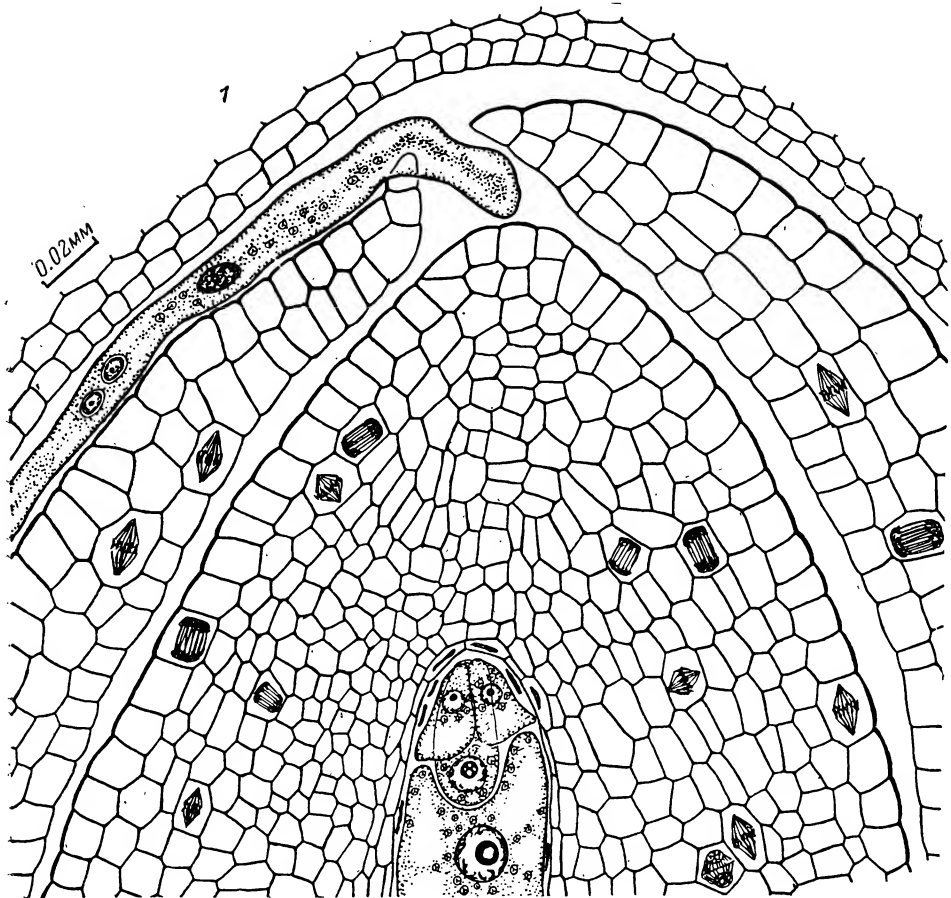


Рис. 3. Процесс двойного оплодотворения у *Ceratophyllum pentacanthum* (1, 3) и *C. submersum* (2).

Рис. 2. Пыльник *Ceratophyllum pentacanthum* перед вскрыванием (1) (поперечный срез); прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок на искусственной питательной среде (2—7 — *C. pentacanthum*; 8—11 — *C. submersum*); многоядерные пыльцевые зерна *C. pentacanthum* (12—15).

синергид, она изливает в нее свое содержимое. Высвободившиеся из нее спермии обнаруживаются в пространстве между яйцеклеткой и центральной клеткой. Один из спермиев проникает в яйцеклетку, второй — в центральную клетку. Оба вступают в контакт с их ядрами (рис. 3, 2, 3). Двойное оплодотворение происходит по премитотическому типу.

Во всех элементах зрелого зародышевого мешка имеется крахмал, причем больше всего в яйцеклетке и центральной клетке. Во время оплодотворения крахмал исчезает в синергидах и антиподах, а в яйцеклетке и центральной клетке его количество уменьшается. После оплодотворения в первичной клетке эндосперма и зиготе наблюдается постепенное увеличение содержания крахмала.

Плодоношение. Плоды у изученных видов роголистника находятся либо в верхней части стебля, либо на границе контакта мужских и женских цветков, что связано с расположением цветков на стебле (Шамров, 1980). Число зрелых плодов на одном растении варьирует и составляет 1—3, реже — 4—5 у *C. pentacanthum* из Ленинградской обл. и *C. demersum* из Харьковской обл., 5—6 — у *C. submersum* и 13—17 — у *C. demersum* и *C. pentacanthum* из Хоперского заповедника.

Различия в числе плодов обусловлены экологическими особенностями места произрастания, а также состоянием самих растений. В Хоперском заповеднике, где роголистники образуют довольно большие скопления и закреплены, как правило, в донном субстрате, для их мест обитания во время цветения характерны стоячая вода с температурой около 22 °C и достаточная освещенность в течение дня. Места произрастания *C. pentacanthum* в Ленинградской и *C. demersum* в Харьковской областях с более растянутым периодом цветения характеризуются недостаточной освещенностью и меньшей прогреваемостью воды к моменту цветения. Разные виды, по-видимому, требуют различных оптимальных условий для цветения и опыления. Так, в прудах Павловского парка (Ленинградская обл.) растет *C. demersum*, у которого цветение не наблюдается. Однако эти же условия обитания позволяют цвести и плодоносить *C. pentacanthum*.

В тех местах обитания, где отсутствуют оптимальные условия для цветения и опыления (быстрое течение воды, одиночное произрастание растений на большой глубине), роголистники размножаются вегетативно. Отмечено, что если у роголистников образуется небольшое число цветков, то на стебле имеется много вегетативных почек. Если же условия обитания являются благоприятными для цветения, почти в каждом узле располагаются цветки. Кроме того, в экстремальных условиях роголистники могут размножаться, сочетая вегетативный и половой способы размножения (Виленский, Лавренко, 1926; Зоз, 1931; Шамров, 1980; Цвелев, 1981).

Обсуждение

В литературе цветение и плодоношение роголистников отмечаются как крайне редкое явление. Большинство исследователей (Guppy, 1894; Arber, 1920; Muenschner, 1940; Каден, 1953; Heglin et al., 1958; Julin, Luther, 1959; Wood, 1959, и др.) объясняют это тем, что для цветения и плодоношения представителей рода *Ceratophyllum* нужна высокая температура. Кроме того, имеются данные о том, что цветение происходит лишь в том случае, если растения закреплены в донном субстрате (Meissner, 1954) и произрастают в стоячей воде (Muenschner, 1940). Наши наблюдения вполне согласуются с литературными данными. Однако на цветение роголистников влияют не только вышеперечисленные факторы. Большое значение имеют также такие экологические условия, как глубина и освещенность места обитания и то обстоятельство, образуют ли они группы или это одиночные растения.

Первые наблюдения за опылением у *C. demersum* (Ascherson, 1871; Ludwig, 1881; Dutailly, 1892; Roze, 1892; Strasburger, 1902) показали, что это сложный процесс, происходящий под водой. Однако механизм опыления почти не изучался. Было лишь указано, что к моменту созревания пыльцы тычинки отрываются от цветоноса цветка и всплывают на поверхность воды. Пыльники вскрываются и пыльца опускается на женские цветки, попадает в канал столбика и прорастает.

Мы выявили, что вскрывание пыльников может происходить в ряде случаев непосредственно еще в цветке. Детальное изучение генезиса женского цветка позволяет нам говорить о наличии рыльца у роголистника, в то время как в литературе этот вопрос дискутируется (Roze, 1892; Strasburger, 1902; Skan, 1925; Jedrychowska, Sroczynska, 1934; Khadja, 1974, и др.). Перед опылением рыльцевая поверхность становится способной воспринимать пыльцу. Положение рыльца изменяется так, что его желобок оказывается обращенным вверх, что увеличивает вероятность попадания пыльцы. В том случае, когда на стебле находятся несколько женских цветков, готовых к опылению, они располагаются относительно друг друга под углом в 90° . При этом их рыльца оказываются в разных плоскостях и не закрывают друг друга.

На опыление влияют еще некоторые причины — скорость течения воды в момент вскрывания пыльников и густота произрастания трав. Опылению способствуют стоячая вода и скученность растений в данном месте обитания. На перенос пыльцы к женским цветкам оказывает воздействие собственное движение стеблей растений в течение дня (Rodier, 1887, цит. по: Knuth, 1899).

Эффективность опыления в данных условиях среды выражается величиной завязавшихся семян. Кроме факторов, определяющих непосредственно механизм попадания пыльцы на рыльце, следует учесть еще различного рода нарушения, наблюдающиеся в процессе развития пыльника. К ним относятся дегенерация отдельных микроспороцитов в центральной части гнезда пыльника перед мейозом и во время него, дегенерация части пыльцы на одноклеточной стадии, наличие аномальных многоядерных пыльцевых зерен (Шамров, 1982). В результате этого уменьшается число нормальных пыльцевых зерен, участвующих в опылении и оплодотворении. Кроме того, наблюдается разновременность в формировании и созревании пыльцы не только в разных цветках, но и в тычинках внутри одного цветка. Пыльники центральных тычинок до конца не развиваются (Шамров, 1981, 1982). Пассивный перенос пыльцы водой на рыльца женских цветков, несовершенство аппарата, воспринимающего пыльцу, в совокупности с отмеченными особенностями в развитии пыльника приводят к тому, что некоторые женские цветки остаются неопыленными и затем дегенерируют. Дегенерирующие зародышевые мешки в семяпочках таких цветков имели довольно большие размеры по сравнению со зрелыми зародышевыми мешками, в которые проникли пыльцевые трубки. У *C. pentacanthum* отмечен случай, когда у зрелого зародышевого мешка была увеличена халазальная часть и по размерам он напоминал зародышевый мешок на ранних стадиях эндоспермогенеза. Ядро яйцеклетки и вторичное ядро центральной клетки находились уже в профатическом состоянии. Принимая во внимание, что рыльце роголистника способно продолжительное время сохранять готовность воспринимать пыльцу, можно предположить, что этот женский цветок не был своевременно опылен. Он продолжал расти, рос и зародышевый мешок. При этом все структуры зародышевого мешка увеличились в размерах и произошло смещение места прикрепления яйцеклетки к стенке зародышевого мешка (Шамров, 1982). Число зрелых плодов на стебле варьирует в зависимости от места обитания, что в свою очередь обусловлено факторами внешней среды, т. е. являются ли они оптимальными для цветения.

В литературе есть фрагментарные данные относительно прорастания пыльцы (Mouraviev, 1948). Наше исследование позволило выявить не только оптимальные условия, необходимые для этого, но и оценить степень фертильности пыльцы.

Прорастание пыльцевых зерен лишь при определенной температуре свидетельствует о том, что факт редкого плодоношения роголистника может быть связан с тем, что температура воды была неподходящей для образования и роста пыльцевых трубок и поэтому женские цветки оказались неоплодотворенными. Прорастание пыльцы в воде и в растворе слабой концентрации сахарозы позволяет говорить о сходстве этого процесса в искусственных и естественных условиях. Имеющаяся в канале столбика слизь мукополисахаридной природы гидролизуется в процессе прорастания пыльцевого зерна до более низкомолекулярных сахаров, которые способствуют росту и поддержанию осмотического давления в пыльцевой трубке. Следует учесть еще тот факт, что в пыльцевом зерне и пыль-

цевой трубке имеется крахмал, который также может использоваться при прорастании и росте пылевой трубки.

Двойное оплодотворение у изученных нами видов происходит по примитотическому типу.

Отсутствие плодоношения у роголистника в некоторых местах обитания, по-видимому, в малой степени влияет на его выживание, что связано с наличием у него вегетативного способа размножения.

Выражаю глубокую благодарность Т. Б. Батыгиной за консультативную помощь в ходе выполнения работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И. (1980). Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*. Бот. ж., 65, 8. — Батыгина Т. Б., Шамров И. И. (1981a). Семейство *Ceratophyllaceae*. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений, 1. Л., Наука. — Батыгина Т. Б., Шамров И. И. (1981b). Эмбриология нимфейных и лотосовых. I. Развитие пыльника. Бот. ж., 66, 12. — Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Колесова Г. Е. (1982). Эмбриология нимфейных и лотосовых. II. Развитие женских эмбриональных структур. Бот. ж., 67, 9. — Виленский Д. Г., Лавренко Е. М. (1926). Условия обитания в Харьковской губернии *Ceratophyllum tanaiticum* Sapj. Дневник Всес. съезда ботаников. М. — Зоз И. Г. (1931). О *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjegin. Изв. Бот. сада АН СССР, 30, 3—4. — Кацен Н. Н. (1953). Плоды и семена среднерусских роголистниковых. Бюл. МОИП, отд. биол., 38, 3. — Паушева З. П. (1970). Практикум по цитологии растений. М., Колос. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии цветковых растений. М.; Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1981). О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР, 2. Нов. сист. высш. раст., 18. — Шамров И. И. (1980). Некоторые данные по анэкологии *Ceratophyllum*. Бот. ж., 65, 5. — Шамров И. И. (1981). Особенности развития пыльника у *Ceratophyllum demersum* и *C. pentacanthum* (*Ceratophyllaceae*). Бот. ж., 66, 10. — Шамров И. И. (1982). Эмбриология сем. *Ceratophyllaceae* (роголистниковые) в связи с его систематическим положением: Автореф. канд. дис. Л. — Arber A. (1920). Water plants. Cambridge. — Ascherson P. F. (1871). Delpinos Einteilung der Pflanzen nach dem Mechanismus der dichogamischen Befruchtung. Über die Befruchtungsvorgänge bei Wasserpflanzen. Bot. Zeit., 29. — Dutailly E. (1892). La fécondation chez les *Ceratophyllum*. Bul. Mens. Soc. Linn., 1. — Guppy H. B. (1894). Water plants and their ways. *Ceratophyllum demersum*. Sci.-Gossip., 1. — Heglin B., Julin E., Pekkarinen A. (1958). *Ceratophyllum demersum* blommar och sätter frukt i Norrbotten. Svensk Bot. Tidskr., 52, 1. — Jedrychowska A., Sroczynska A. (1934). On the cytology and embryology of *Ceratophyllum submersum*. Acta Soc. Bot. Polon., 11, 4. — Julin E., Luther H. (1959). Om blomning och fruksättning hos *C. demersum* i Fennoskandien. Bot. Not., 112, 3. — Khadja A. (1974). *Ceratophyllaceae*. In: Flora of West Pakistan, 70. Karachi. — Knuth P. (1899). Handbuch der Blütenbiologie, 2. Leipzig. — Ludwig F. (1881). Über die Bestäubungsverhältnisse einiger Suswasserpflanzen und ihre Anpassungen an das Wasser und gewisse Wasserwohnen der Insekten. Kosmos, 10. Stuttgart. — Meissner P. G. (1954). A note on *Ceratophyllum demersum* and *C. echinatum* in Worcester County, Massachusetts. Rhodora, 56, 671. — Mouraviev I. (1948). Recherches sur la microspore du genre *Ceratophyllum*. Le vacuome. Bul. Mens. Soc. Linn., 17, 3—5. — Muenscher W. C. (1940). Fruits and seedlings of *Ceratophyllum*. Amer. J. Bot., 27, 4. — Robinson I. (1924). Die Färbungsreaktion der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blütenuntersuchungsmethode. Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wissensch., 133, 6. — Roze E. (1892). Sur le mode de fécondation du *Najas major* Roth. et du *Ceratophyllum submersum* L. Bul. Soc. Bot. France, 39. — Skan S. A. (1925). *Ceratophylleae*. In: Flora capensis, 5, 2. London. — Steedman H. F. (1950). Alcian blue 8 GS: A new stain for mucin. Quart. J. Micr. Sci., 91. — Strasburger E. (1902). Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. Wiss. Bot., 37, 3. — Wood C. E. (1959). The genera of the *Nymphaeaceae* and *Ceratophyllaceae* in the southeastern United States. J. Arnold Arboretum, 40, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IV 1982.

Е. И. Коротаева

СТРОЕНИЕ ПЛОДА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДТРИБЫ *GEINAE (ROSACEAE)*

E. I. KOROTAEVA. FRUIT STRUCTURE IN SOME REPRESENTATIVES OF THE SUBTRIBE
GEINAE (ROSACEAE)

Изучено анатомическое строение плода (перикарпия и семенной кожуры) 30 видов, принадлежащих к 12 близким родам подтрибы *Geinae* трибы *Dryadeae* сем. *Rosaceae*. Выявлены признаки, имеющие диагностическое значение при решении вопросов самостоятельности родов и идентификации видов этой подтрибы. Наиболее важными признаками можно считать особенности строения перикарпия, в частности его механического и кристаллоносного слоев, а также наличие или отсутствие их. В строении семенной кожуры наибольшие различия имеют клетки пигментного слоя и степень облитерации паренхимы. У 11 родов из группы родства *Geum* обнаружены четкие родовые различия в анатомии плодов, что подтверждает обоснованность выделения их в качестве самостоятельных. Роды *Coluria* и *Waldsteinia* резко отличаются от всех остальных десяти исследованных родов строением плодов, что говорит в пользу включения их в самостоятельную подтрибу *Coluriinae*.

В подтрибе *Geinae* наиболее трудным в систематическом отношении является род *Geum* L. s. l.

В системе А. Engler (1964) род *Geum* s. l. (включающий *Sieversia* Willd., *Erythrocoma* Greene, *Oncostylus* (Schlecht.) F. Bolle, *Acomastylis* Greene) вместе с родами *Coluria* R. Br. и *Waldsteinia* Willd. помещен в подтрибу *Geinae* (Juel) Engl. трибы *Dryadeae* Vent.

Род *Geum* s. l. различные авторы расчленяют на ряд отдельных родов. Так, Fu. Bolle (1933), помимо рода *Geum*, установил два новых рода — *Novosieversia* F. Bolle и *Oncostylus*, подтвердил роды *Acomastylis* и *Erythrocoma* и уточнил объем и границы рода *Sieversia*. С. В. Юзепчук (1941) выделил два новых рода — *Orthurus* (Boiss.) Juz. и *Woronowia* Juz. Японские ботаники Т. Nakai и Н. Hara (Hara, 1935) отнесли в самостоятельный новый род *Parageum* Nakai et Hara виды, входящие в подрод *Megacomastylis* F. Bolle рода *Acomastylis*. С. S. Rafinesque (1825) установил монотипный род *Stylipus* Rafin. Таким образом, получилась целая группа родов родства *Geum* (или подродов рода *Geum* s. l.), связанных в той или иной степени между собой и с родом *Geum* s. str. И до последнего времени среди авторов нет единого мнения об объеме рода *Geum* и о действительной самостоятельности родов, выделенных из рода *Geum*. Многие авторы по-прежнему относят некоторые из них к роду *Geum* (Попов, 1940; Гроссгейм, 1949; Федоров, 1958; Schönbeck-Temesy, 1969).

Обстоятельством, затрудняющим систематику родов подтрибы *Geinae*, является большое морфологическое сходство их вегетативных органов, поэтому представляется важным выявить карполого-анатомические данные как дополнительные к изучению систематики и филогении этой группы.

Сведений о строении плода родов сем. *Rosaceae* Juss. в литературе пока недостаточно. Особенности анатомического строения плода приводятся в работах С. Sterling (1953), Г. А. Рзаева (1957), В. Х. Тутаяк и Г. А. Рзаева (1959, 1961), Е. В. Будкевич (1961), Z. Antoni (1971), Г. И. Ротару (1972), В. В. Стариковой (1975). Некоторые данные по анатомии плода известны только для двух видов рода *Geum*. Для типового вида — *G. urbanum* L. — J. Godfrin (1880) описал строение семенной кожуры. Сведения об анатомическом строении плода *G. rivale* L. имеются в работе В. Г. Александрова и И. Н. Коновалова (1947). Других работ по анатомическому исследованию плодов представителей подтрибы *Geinae* нам найти не удалось. Учитывая ограниченность этих данных, мы попытались в какой-то мере восполнить их. Задача данной работы — выяснить таксономическую ценность анатомических признаков плода представителей подтрибы *Geinae* и возможность использования их для суждения о самостоятельности рода *Geum* s. str. и близких к нему родов.

Нами проведено сравнительно-анатомическое исследование строения перикарпия и семенной кожуры ряда видов рода *Geum* s. str. и всех других родов из подтрибы *Geinae*. Плод изученных нами видов — орешек с покрывалом (Каден, 1965, 1968).

Роды подтрибы *Geinae*, выделенные различными авторами, мы принимаем в качестве самостоятельных.

Нами исследованы плоды следующих видов и родов (расположены по системе Bolle, 1933): *Sieversia pentapetala* (L.) Greene, *S. pusilla* (Gaertn.) Hult.; *Novosieversia gracialis* (Adams) F. Bolle; *Erythrocoma triflora* Greene, *E. ciliata* Greene; *Oncostylus involucrat* (Pers.) F. Bolle; *Geum* subgen. *Oreogeum* (Ser.) F. Bolle: *G. reptans* L., *G. montanum* L., *G. bulgaricum* Panč.; *Geum* subgen. *Geum* (subgen. *Eugeum* Focke): *G. rivale* L., *G. sylvaticum* Pourr., *G. pyrenaicum* Willd., *G. coccineum* Sibth. et Smith, *G. aleppicum* Jacq., *G. molle* Vis. et Panč., *G. macrophyllum* Willd., *G. fauriei* Lévl., *G. latilobum* Somm. et Levier, *G. urbanum* L., *G. virginianum* L., *G. chilense* Balb.; *Stylipus* Rafin (*Geum* subgen. *Stylipus* (Rafin.) Torr. et Gray): *S. vernus* Rafin.; *Woronowia* Juz. (*Geum* subgen. *Woronowia* (Juz.) Gajewski; *Geum* subgen. *Orthostylus* (Fisch. et Mey.) F. Bolle p. p.): *W. speciosa* (Albov) Juz.; *Orthurus* (Boiss.) Juz. (*Geum* sect. *Orthurus* Boiss.; *Geum* subgen. *Orthurus* (Boiss.) Gajewski; *Geum* subgen. *Orthostylus* (Fisch. et Mey.) F. Bolle p. p.): *O. heterocarpus* (Boiss.) Juz., *O. kokanicus* (Regel et Schmalh.) Juz.; *Parageum* Nakai et Hara [*Acomastylis* Greene subgen. *Megacomastylis* F. Bolle p. p.]: *P. calthifolium* (Menz.) Nakai et Hara; *Acomastylis rossii* (R. Br.) Greene; *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb., *Waldsteinia geoides* Willd., *W. ternata* (Steph.) Fritsch.

Временные и постоянные препараты готовили по общепринятой анатомической методике с применением различных способов окраски (по Прозиной, 1960). Препараты изучали под микроскопом МБИ-3 при увеличении: ок. 10×об. 3, ок. 10×об. 20 и ок. 10×об. 40. Анатомические рисунки изготовляли с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты и обсуждение

Почти все роды подтрибы *Geinae* — многолетние травы, произрастающие в умеренной зоне северного и частично южного полушарий. Лишь род *Sieversia* объединяет кустарнички и полукустарники. Важнейшим морфологическим родовым признаком представителей подтрибы *Geinae* является строение стилодия, который бывает с сочленением у основания и целиком опадает (роды *Coluria* и *Waldsteinia*), с сочленением в средней или верхней частях, причем опадает лишь верхний членик (роды *Erythrocoma*, *Geum* подрод *Geum*, *Stylipus*, *Woronowia* и *Orthurus*), или, наконец, стилодий без сочленения, длинный, перистоволосистый, остающийся целиком при плодах (роды *Sieversia*, *Novosieversia*, *Oncostylus*, *Parageum*, *Acomastylis* и *Geum* подрод *Oreogeum*).

Род *Geum* подрод *Geum* охватывает около 30 видов, широко распространенных в умеренных зонах северного и отчасти южного полушарий.

Строение перикарпия и семенной кожуры детально описывается нами на примере типового вида этого рода *G. urbanum* (рис. 1, А). Перикарпий плода *G. urbanum* покрыт простыми остроконечными волосками. Наружная эпидерма его состоит из одного ряда крупных тангентально вытянутых клеток с утолщенной наружной стенкой и с волнистым слоем кутикулы. Под эпидермой расположен один слой паренхимных клеток, сохранивших свою целостность. Остальные слои паренхимы полностью облитерированы, они имеют форму тангентально вытянутых сдавленных тяжей. К облитерированным слоям паренхимы с внутренней стороны прилегает один хорошо сохранившийся слой клеток, содержащий кристаллы щавелево-кислого кальция (кристаллоносный слой). Внутренняя эпидерма перикарпия состоит из одного слоя склеренхимных сильно утолщенных клеток.

Семенная кожура (рис. 1, А) плотно прилегает к перикарпию, ее наружная эпидерма представлена крупными тонкостенными паренхимными клетками. Остальные слои паренхимы облитерированы. Внутренняя эпидерма, или так называемый пигментный слой, состоит из крупных тангентально вытянутых клеток, обильно заполненных содержимым темно-бурого цвета. За ним следует один слой утолщенных клеток эндосперма. Остальные слои эндосперма лизируются и разрушаются.

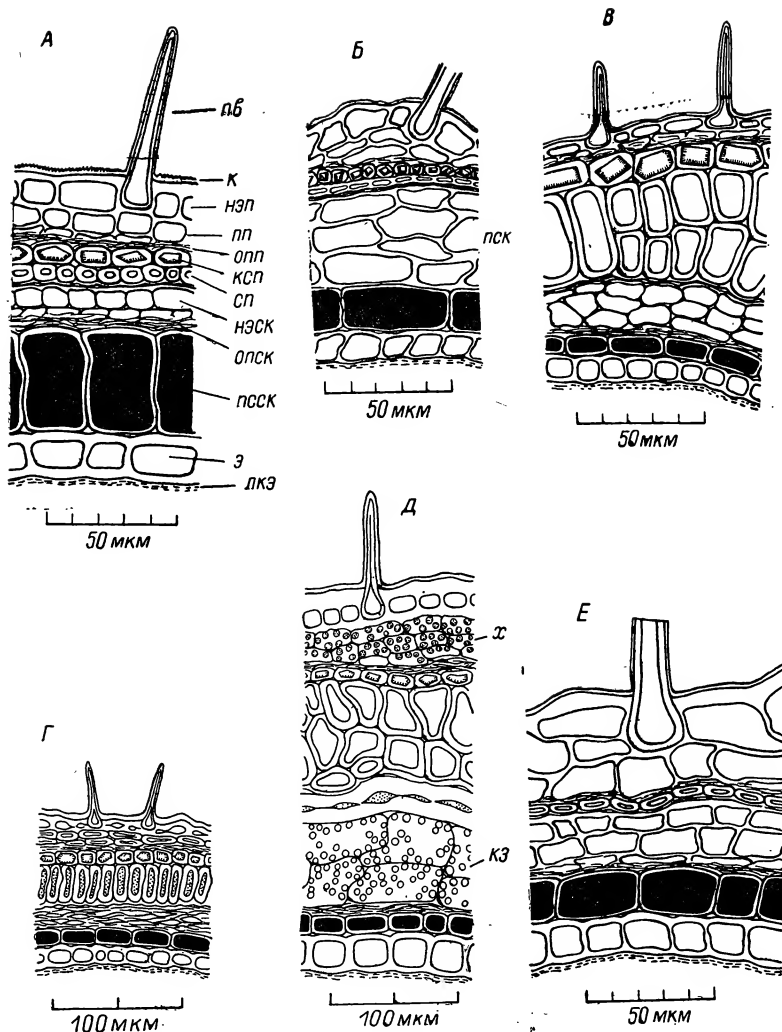


Рис. 1. Участки поперечных срезов плода некоторых представителей подтрибы Geinae.

А — *Geum urbanum*, Б — *G. montanum*, В — *Stylipus vernus*, Г — *Woronovia speciosa*, Д — *Orthurus heterocarpus*, Е — *Acomastylis rossii*; пб — простой волосок, к — кутикула, нэп — наружная эпидерма перикарпия, пп — паренхима перикарпия, опп — облитерированная паренхима перикарпия, ксп — кристаллоносный слой перикарпия, сп — склеренхима перикарпия, нэск — наружная эпидерма семенной кожуры, пск — паренхима семенной кожуры, опск — облитерированная паренхима семенной кожуры, псск — пигментный слой семенной кожуры, з — эндосперм, лкз — лизированные клетки эндосперма, х — хлоропласты, кз — крахмальные зерна.

Другие изученные виды подрода *Geum* — *G. rivale*, *G. sylvaticum*, *G. pyrenaicum*, *G. coccineum*, *G. aleppicum*, *G. molle*, *G. macrophyllum*, *G. fauriei*, *G. latilobum*, *G. virginianum* — по строению плода сходны с *G. urbanum*. Различия между ними касаются размеров клеток, толщины перикарпия и семенной кожуры, числа слоев слагающей их паренхимы, степени их облитерации. Характерной чертой строения плода является наличие в перикарпии кристаллоносного и механического слоев, а в семенной кожуре — хорошо выраженного пигментного слоя, состоящего из крупных радиально удлиненных клеток с темно-бурым содержимым. Таким образом, изученные виды рода *Geum* подрода *Geum* обнаруживают большое сходство в строении перикарпия и семенной кожуры, а видовые различия носят главным образом количественный характер.

В род *Geum* подрод *Oreogeum* Bolle (1933) включил четыре вида, три из них — *G. reptans*, *G. montanum*, *G. bulgaricum* — обитают в горах средней и южной частей Западной Европы, а четвертый — *G. andicola* Reiche — в Чилийских Андах. Некоторые авторы (Нара, 1935; Kral, 1966) относят виды этого подрода к роду *Parageum*. По строению плода исследованные виды — *G. montanum*

(рис. 1, Б), *G. bulgaricum* и *G. reptans* — сходны между собой, только у *G. reptans* кристаллоносный слой не обнаружен. Плоды видов подрода *Oreogeum* заметно отличаются от видов подрода *Geum* более мелкими клетками кристаллоносного слоя или отсутствием его (*G. reptans*), слабо выраженным механическим слоем в перикарпии и строением семенной кожуры, наружная эпидерма и 3—4 слоя паренхимы которой сохраняются, а пигментный слой состоит из сильно тангентально вытянутых клеток. Таким образом, на основании выявленных отличий в строении плодов видов подрода *Oreogeum* мы допускаем возможность выделения их в самостоятельный род. Но для окончательного решения этого вопроса необходимы дополнительные исследования.

Северо-американский монотипный род *Stylipus* впервые выделил Rafinesque (1825). J. Torrey и A. Gray (1840) принимают этот род в качестве подрода *Stylipus* рода *Ceum* s. l. С этим согласны Bolle (1933) и W. Gajewski (1957). Перикарпий *S. vernus* (рис. 1, В) отличается от такового представителей подрода *Geum* развитием крупноклеточного кристаллоносного слоя, строением механической ткани, представленной двумя рядами очень крупных утолщенных клеток, и также мелкими клетками пигментного слоя семенной кожуры. По этим признакам мы считаем правильным выделение рода *Stylipus* в самостоятельный.

Монотипный род *Woronowia*, выделенный Юзепчуком (1941), представлен видом *W. speciosa*, встречающимся в Западном Закавказье. Bolle (1933) включает этот род вместе с видами рода *Orthurus* в подрод *Orthostylus*, а Gajewski (1957) низводит его до подрода *Woronowia* рода *Geum*. Род *Woronowia* (рис. 1, Г) отличается от всех изученных видов подрода *Geum* строением перикарпия, механическая ткань которого состоит из одного ряда радиально удлинённых клеток с сильно утолщенными стенками, а также строением пигментного слоя семенной кожуры, представленного мелкими тангентально вытянутыми клетками. Полученные результаты анатомического исследования подтверждают правильность взгляда Юзепчука (1941) на этот род как на самостоятельный.

Род *Orthurus* был выделен Юзепчуком (1941) в составе двух видов: *O. heterocarpus*, распространенного в горах Средиземноморья, в Малой Азии, в Иране, Южном Закавказье и в Средней Азии, и *O. kokanicus*, обитающего в горах Северного Ирана и Средней Азии. Bolle (1933) секцию *Orthostylus* Fisch. et Mey. рода *Geum* возводит в ранг подрода, куда включает два вышеупомянутых вида рода *Orthurus* и род *Woronowia*. Gajewski (1957) принимает данный род в ранге подрода *Orthurus* рода *Geum*. Строение плода *O. heterocarpus* (рис. 1, Д) и *O. kokanicus* в основном сходно, наблюдаются лишь незначительные различия. У *O. kokanicus*, кроме простых волосков, на поверхности плода нередко встречаются 2—5-клеточные железистые головчатые волоски, хлоропласты в паренхимных клетках перикарпия отсутствуют, а механическая ткань состоит из более извилистых склеренхимных клеток. Плоды видов рода *Orthurus* резко отличаются от плодов видов рода *Geum* подрода *Geum* строением перикарпия, в котором наружная эпидерма имеет более утолщенные оболочки клеток, а механическая ткань представлена двумя-тремя рядами крупных утолщенных извилистых склеренхимных клеток, в семенной кожуре — наличием очень крупных клеток паренхимы и мелких тангентально вытянутых клеток пигментного слоя. Руководствуясь этими данными, считаем целесообразным оставить род *Orthurus* в качестве самостоятельного.

Род *Parageum*, включающий 5 видов, произрастающих в Северной Америке, Японии и на Дальнем Востоке, выделен японскими ботаниками Nakai и Hara (Hara, 1935) на основе секции *Rotundifoliae* подрода *Megacomastylis* рода *Acomastylis*. Мы считаем, что к этому же роду Nakai и Hara (Hara, 1935) необоснованно отнесли еще один европейский вид — *Geum montanum* из подрода *Oreogeum* рода *Geum*, что подтверждается нашими исследованиями. В СССР встречается только один представитель рода — *Parageum calthifolium*. Строение плода *P. calthifolium* по топографии слоев сходно с таковым у рода *Geum*. Однако имеются и различия: в клетках кристаллоносного слоя перикарпия, кроме монокристаллов, встречаются еще и друзы, в семенной кожуре пигментный слой состоит из более мелких изодиаметрических клеток. Полученные данные свидетельствуют о самостоятельности рода *Parageum*.

Род *Acomastylis* охватывает 8 видов, распространенных в Гималаях, Центральном Китае, на азиатском побережье Тихого океана, в Японии и Северной Америке. В СССР произрастает только один вид *A. rossii*. До сих пор объем рода *Acomastylis* авторы понимают различно. Например, Gajewski (1957) оставляет в пределах этого рода виды, выделенные в род *Parageum*. Строение перикарпия *A. rossii* (рис. 1, E) отличается от подрода *Geum* рода *Geum* более крупноклеточной паренхимой, отсутствием кристаллоносного слоя и слабо развитой механической тканью. В семенной кожуре сохраняются наружная эпидерма и один слой паренхимы. Клетки пигментного слоя ее крупные и тангентально вытянутые. От плода рода *Parageum* *A. rossii* резко отличается отсутствием кристаллоносного слоя и мелкими тангентально вытянутыми клетками механического слоя. Таким образом, подтверждается целесообразность выделения рода *Acomastylis* в качестве самостоятельного.

В род *Coluria* входит 6 видов, один из них, типовой — *G. geoides*, произрастает на юге Западной Сибири (в Алтае), а остальные 5 видов встречаются в Китае (кроме восточных провинций). По строению цветка он сходен с родом *Waldsteinia*. *C. geoides* (рис. 2, A) сильно отличается от подрода *Geum* развитием в перикарпии крупных толстостенных вместилищ питательных веществ — элайосом, выступающих в виде сосочков, и сохранением двух-трех слоев крупноклеточной и тонкостенной паренхимы, а также двухрядной механической тканью, которая местами прерывается крупными одиночными клетками. Семенная кожура сильно облитерирована. Сохраняется лишь слабо развитый мелкоклеточный пигментный слой.

Род *Waldsteinia* включает 6 видов, распространенных в умеренной зоне северного полушария на юго-востоке Западной Европы, в Восточной Азии и Северной Америке. На территории СССР встречаются два вида: *W. geoides* и *W. ternata*. По строению плода исследованные виды — *W. geoides* (рис. 2, B) и *W. ternata* — почти не различаются. От видов подрода *Geum* рода *Geum* этот род отличается сильно: наличием многослойной довольно крупноклеточной и толстостенной паренхимы перикарпия, крупноклеточного кристаллоносного слоя, сильно сплюсненного механического слоя и также строением семенной кожеры, в которой сохраняются наружная эпидерма и 3—4 слоя крупноклеточной паренхимы, а пигментный слой состоит из сравнительно мелких тангентально вытянутых клеток.

На основании отличий в строении плода родов *Coluria* и *Waldsteinia* от изученных родов подтрибы *Geinae* следует отметить, что оба рода особенно резко различаются строением перикарпия и семенной кожеры, что говорит в пользу выделения их в самостоятельную подтрибу *Coluriinae*. P. A. Rydberg (1913) на основании морфологических признаков установил самостоятельную трибу *Colurieae* Rydb.

Об объеме рода *Sieversia* и его месте в системе существуют разные и довольно противоречивые точки зрения. В состав этого рода Bolle (1933) включает 2 вида — *S. pentapetala* и *S. pusilla*, распространенных на Дальнем Востоке и в Японии. Некоторые северо-американские авторы (Rydberg, 1913) оставляют в этом роде и те виды, которые Bolle (1933) отнес к родам *Erythrocoma* и *Acomastylis*, а некоторые европейские авторы (Parry, 1824) добавляют сюда и виды из подрода *Oreogeum* рода *Geum*. Под *Sieversia* Bolle (1933) поместил вместе с родами *Dryas* L. и *Fallugia* Endl. в трибу *Dryadeae*. По его данным, род *Sieversia*, с одной стороны, сходен с родом *Dryas*, к которому первоначально был отнесен его типовой вид, а с другой — с родом *Novosieversia* из трибы *Geeae* и, таким образом, связывает трибу *Dryadeae* с трибой *Geeae* через род *Novosieversia*. *S. pentapetala* — типовой вид этого рода (рис. 2, B) — и *S. pusilla* имеют сходное анатомическое строение плода. Плод рода *Sieversia* резко отличается от плода подрода *Geum* рода *Geum* строением перикарпия: у первого отсутствует кристаллоносный слой и механическая ткань состоит из мелких радиально удлинённых клеток, а в семенной кожуре наблюдается сильная облитерация эпидермы и паренхимы, клетки пигментного слоя сильно тангентально вытянуты. Наши анатомические данные подтверждают правильность взгляда Bolle (1933) на объем этого рода.

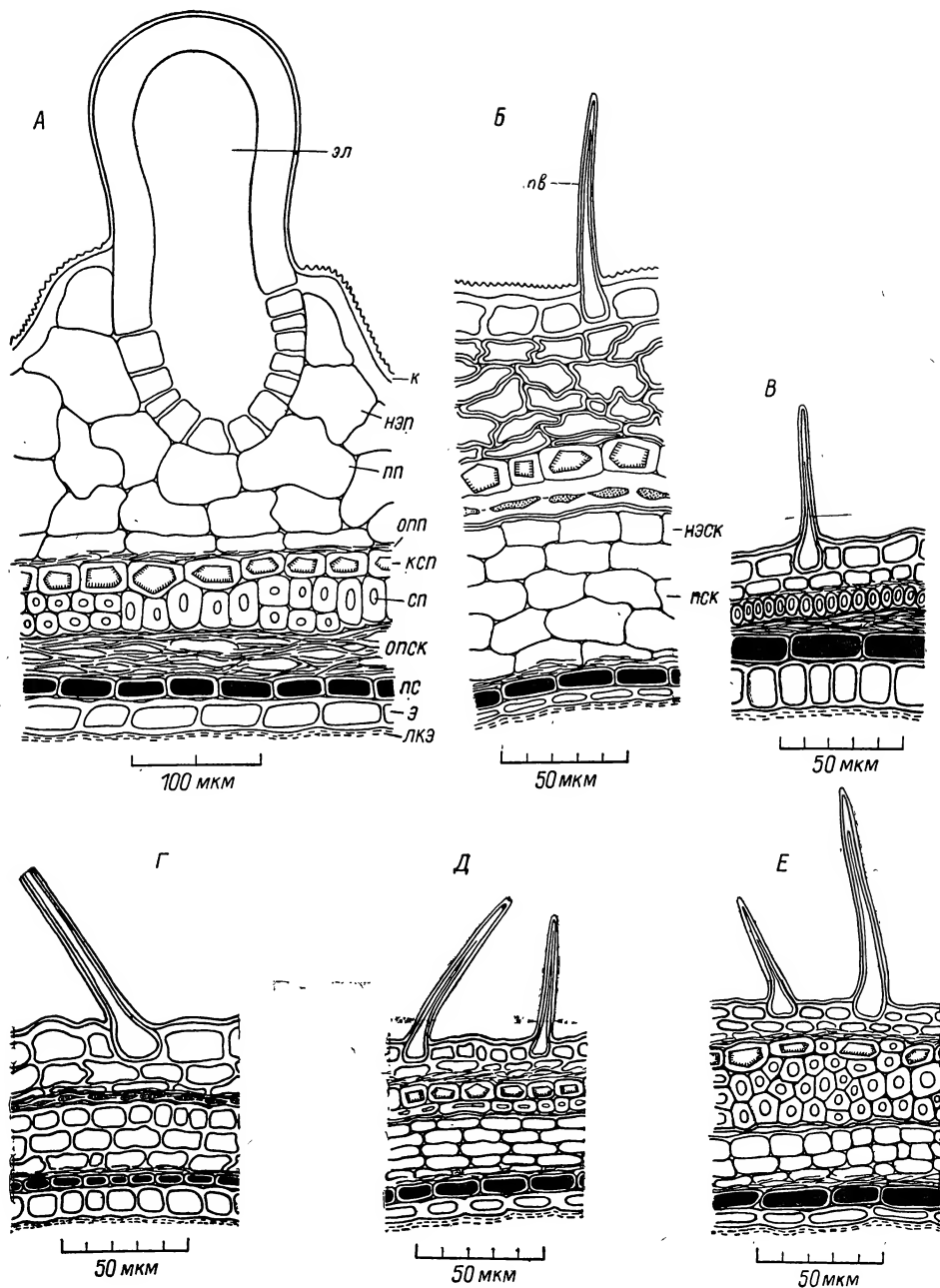


Рис. 2. Участки поперечных срезов плода.

А* — *Coluria geoides*, Б — *Waldsteinia geoides*, В — *Sieversia pentapetala*, Г — *Novosieversia glacialis*, Д — *Erythrocoma triflora*, Е — *Oncostylus involucratus*; эл — элайосома; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Монотипный род *Novosieversia* представлен видом *N. glacialis*, обитающим в арктической Сибири, на Камчатке и Аляске; он первоначально был описан в составе рода *Geum* (Fischer, 1809), затем отнесен к роду *Sieversia* (Parr, 1824) и, наконец, выделен Bolle (1933) в род *Novosieversia*. Строение плода (рис. 2, Г) вида *N. glacialis* четко отличается от такового у рода *Geum* отсутствием кристаллоносного слоя, узким слоем сдавленных и сильно облитерированных клеток механической ткани, а также пигментным слоем, состоящим из мелких сплюснутых клеток. Кроме этого, характерной чертой его является сохранение наружной эпидермы и двух слоев паренхимы семенной кожуры. Считаю целесообразным выделение *N. glacialis* в монотипный род.

Род *Erythrocota* содержит четыре морфологически и габитуально сходных вида, распространенных в умеренной зоне Северной Америки. Rydberg (1913) объединил его с родом *Sieversia* на основании наличия у обоих родов перистого стилодия, однако у рода *Sieversia* в отличие от рода *Erythrocota* он без сочленения. Изученные нами два вида этого рода — *E. triflora* (рис. 2, Д) и *E. ciliata* — сходны по анатомическому строению плода. Семенная кожура рода *Erythrocota* отличается от таковой подрода *Geum* рода *Geum* наличием двух-трех слоев паренхимных клеток и узкими тангентально вытянутыми клетками пигментного слоя. Анатомия плода подтверждает самостоятельность рода *Erythrocota*.

Род *Oncostylus* выделенный Bolle (1933), содержит 9 субантарктических видов, распространенных в южном полушарии: в Южной Америке — в Южных Андах, в Тасмании и Новой Зеландии, на островах Оклэнд. По анатомическому строению плода *O. involucratulatus* (рис. 2, Е) значительно отличается от всех изученных родов подтрибы *Geinae* развитием 3—4-слойной механической ткани перикарпия, клетки которой вклиниваются между клетками кристаллоносного слоя, что подтверждает принятие этого рода в качестве самостоятельного.

Таким образом, изучение анатомического строения плода представителей подтрибы *Geinae* показало большую диагностическую ценность этого метода на родовом и видовом уровнях.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., Коновалов И. Н. (1947). О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных. Сов. бот., 5. — Будкевич Е. В. (1961). Анатомо-микрохимическое исследование лабазника вязолистного. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 5, 7. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. М., Сов. наука. — Каден Н. Н. (1965). Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР. Бот. ж., 50, 6. — Каден Н. Н. (1968). Эволюция плодов розоцветных. Бюл. МОИП, отд. биол., 73, 2. — Попов М. Г. (1940). Флора Алмаатинского заповедника. Тр. Алмаатинск. гос. заповед., 3. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. М., Высшая школа. — Рзаев Г. А. (1957). Анатомическое исследование развития плодов дикой алычи. Тр. Азерб. с.-х. инст., 4. — Ротару Г. И. (1972). Сравнительная анатомия околоплодника подсемейства яблоневых. Кишинев, Штиинца. — Старикова В. В. (1975). Анатомическая характеристика орешков *Rosa rugosa* Thunb. в процессе их развития. Бот. ж., 60, 4. — Тутаяк В. Х., Рзаев Г. А. (1959). Анатомо-морфологическое исследование костянки миндаля *Amygdalus communis* var. *typica* с твердой скорлупой. Изв. АН АзССР, сер. биол. и с.-х. наук, 5. — Тутаяк В. Х., Рзаев Г. А. (1961). Анатомо-морфологическое исследование костянки миндаля с хрупкой скорлупой (*Amygdalus communis* var. *fragilis*). Изв. АН АзССР, сер. биол. и мед. наук, 1. — Федоров А. А. (1958). Род *Geum* L. В кн.: Флора Армении, 3. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Юзепчук С. В. (1941). Подсем. *Rosoideae*. В кн.: Флора СССР, 10. М.; Л., Изд. АН СССР. — Antonì Z. (1971). Histogenetic study on the exocarp and endocarp of the almond (миндаль). Acta Agr. Acad. Sci. Hung., 20, 1—2. — Bolle F. (1933). Eine Übersicht über die Gattung *Geum* L. und die ihr nahestehenden Gattungen. Berlin. — Engler A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien, Aufl. 12 (von H. Melchior und E. Werdermann), 2. Berlin. — Fischer F. (1809). Revision du genre *Geum*. Mém. Soc. Nat. Moscou, 2. — Gajewski W. (1957). A cytogenetic study on the genus *Geum* L. Monogr. Bot., 4. Warszawa. — Godfrin J. (1880). Etude histologique sur les teguments seminaux des Angiospermes. Nancy. — Hara H. (1935). Preliminary report on the flora of Southern Hidaka, Hokkaido (Jezo). Bot. Mag. Tokyo, 49. — Kral M. (1966). Die Begrenzung der Gattung *Parageum* Nakai et Hara. Preslia, 38, 2. — Parry W. E. (1824). A supplement to the Appendix of captain Parry's voyage for the discovery of the north-west passage in the years 1819—20 containing an account of the subjects of natural history. App. 11. London. — Rafinesque C. S. (1825). Neogenyton, or indication of sixty-six new genera of plants of North America. Notre Dame. — Rydberg P. A. (1913). *Rosaceae*. In: North American flora, 22, 5. N. Y. — Schönbeck-Temesy E. (1969). *Geum* L. In: Reching K. H. Flora Iranica, 66. — Sterling C. (1953). Developmental anatomy of the fruit of *Prunus domestica* L. Bul. Tor. Bot. Club, 80, 6. — Torrey J., Gray A. (1840). Flora of North America, 1. N. Y.

Лесотехническая академия,
Ленинград.

Получено 25 VI 1982.

Л. В. Талалуева, Н. Е. Косиченко

АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ЛИСТЬЕВ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ РОДА *BETULA* (*BETULACEAE*) В УСЛОВИЯХ СУХОЙ СТЕПИ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

E. V. TALALUEVA, N. E. KOSICHENKO. ADAPTIVE CHANGES IN THE ANATOMICAL
STRUCTURE OF DIFFERENT *BETULA* (*BETULACEAE*) SPECIES UNDER THE DRY STEPPE
CONDITIONS IN THE LOW VOLGA REGION

Проанализированы адаптивные изменения в строении листа и оценена их диагностическая значимость применительно к условиям сухой степи у 11 видов рода *Betula* разного географического происхождения из коллекции дендрария Всесоюзного научно-исследовательского института агрономелиорации (Волгоград); для 5 видов параллельно приводится сравнительная анатомическая характеристика листьев в условиях Волгограда и Ленинграда. Установлена корреляция между жизнестойкостью берез в условиях интродукции и анатомическим строением листьев. Виды распределены по степени засухоустойчивости и пластичности.

Важным вопросом интродукции растений в сухостепную зону является прогнозирование их засухоустойчивости. Усилия и время, затрачиваемые на подобные исследования, могут быть значительно сокращены, если использовать усовершенствованные методы оценки засухоустойчивости растений. Среди таких методов значительная роль отводится методам экологической анатомии, в частности широкое признание получил метод изучения анатомического строения листа.

Работами В. К. Василевской (1938, 1954, 1965, 1979), А. В. Гурского (1965), Г. В. Куликова (1972), Б. Г. Холоденко и В. М. Осадчего (1974), Т. Givnish (1978), Р. Rudall (1979) и других выявлены структурные признаки, по которым можно судить о приспособляемости растений к перенесению засухи и прогнозировать их поведение в тех или иных экологических условиях. Для ксерофитов общим в анатомическом строении листа являются следующие показатели: развитая кутикула, утолщенные стенки эпидермы, многочисленные мелкие устьица, общая мелкоклетчатость и высокая плотность тканей, развитие палисадной паренхимы, наличие водоносной и запасающей тканей, сильное развитие проводящей системы и склеренхимы.

У мезофитов под влиянием засушливого климата и сильного освещения в процессе онтогенеза отмечается усиление ксероморфных признаков: уменьшается площадь листовой пластинки и увеличивается ее толщина за счет увеличения числа слоев мезофилла, уменьшаются размеры межклетников, происходит образование многослойной палисадной паренхимы.

Из анализа уже накопленного материала следует, что эти показатели можно использовать в качестве диагностических при оценке интродуцентов на засухоустойчивость. С учетом этого нами была поставлена задача на примере некоторых видов рода *Betula* выявить адаптивные изменения в строении листа и определить их диагностическую значимость применительно к засушливым условиям Нижнего Поволжья.

Климат области отличается резкой континентальностью. Характерной чертой его является высокая амплитуда колебаний температуры, равная 80—84 °С. Лето жаркое, продолжительное, средняя температура июля 21—24 (max +44 °С), относительная влажность воздуха в отдельные дни падает до 10%. Зима суровая, малоснежная, средняя температура января —(8—12)° (min —39 °С). Среднегодовое количество осадков 290—350 мм. Годы исследований (1975—1978) оказались неравноценными по своим погодным условиям: 1975 отличался сильной засухой, 1976 и 1977 — относительно влажным вегетационным периодом. В 1976 г. среднемесячная температура воздуха на протяжении лета не поднималась выше 23°, осадков в это время выпало в 1,5 раза больше нормы. В 1977 г. был засушливым раннелетний период. В мае отмечалось повышение температуры воздуха до 29,7°, в отдельные дни влажность воздуха падала до 16%, осадков выпало в 3 раза меньше нормы. Остальные месяцы были более благоприятны для роста и развития древесных пород. Погодные условия 1978 г. оказались сходными с предыдущим. В эти годы проводились замеры высот и диаметров деревьев, а также учитывалось их состояние.

В коллекцию дендрария березы были высажены 2-летними саженцами весной 1972 г. Для изучения были выбраны 11 видов различного географического происхождения: из Северной Америки — *B. papyrifera*, Дальнего Востока — *B. tauschii*, *B. platyphylla*, *B. ermanii*, из Европы и Сибири — *B. borysthena*, *B. pendula*, *B. krylovii*, *B. oycoviensis*, *B. alba*, *B. litwinowii*, Средней Азии — *B. korshinskyi*.

Изучение структуры листа проводили по общей в ботанической микротехнике методике. У трех деревьев каждого вида из середины кроны юго-восточной экспозиции брали по 5 листьев. Образцы для исследований, представляющие собой часть листовой пластинки вместе с центральной жилкой, вырезали на $\frac{1}{3}$ от ее основания. Из этих образцов на санном микротоме с замораживающим столиком изготавливали поперечные срезы и постоянные микропрепараты. Измерения клеток и тканей проводили винтовым окуляр-микрометром АМ-9-2. Измерения, представленные в табл. 2 и 3 (см. ниже), были проведены в 1975—1976 гг.

Результаты исследования

Отобранные для изучения виды березы по своим биологическим особенностям оказались неравноценными. Одним из показателей их состояния в условиях засушливого климата является энергия линейного и радиального роста. Проведенные нами измерения высоты и диаметра стволов в культурах березы позволили разделить изучаемые виды на 3 группы: быстрорастущие, со средней энергией роста и медленно растущие (табл. 1). В возрасте 7 лет при одинаковых условиях произрастания интенсивным ростом отличается *B. borysthena*, высота растений этого вида равна 6.4 м. Четыре других вида первой группы характеризуются приблизительно таким же ростом. Средний прирост по высоте у берез этой группы находится в пределах 0.74—0.91 м, тогда как у берез группы 3 этот показатель намного ниже (0.31—0.40 м). При всех прочих равных условиях их высота в 2—3 раза меньше, чем у берез группы 1. Интересно отметить, что *B. oycoviensis* по интенсивности роста в 7-летнем возрасте занимала место в группе 2 берез, а *B. ermanii* — в 1. В последующие годы (1977—1978) состав берез в группах несколько изменился. *B. oycoviensis* по интенсивности роста, состоянию и другим показателям попала в группу 1, *B. ermanii* — в 2.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика роста различных видов рода *Betula*

Группа	Вид	1975			1976				1977		1978	
		высота, м	диаметр, см	прирост боковых побегов, см	высота, м	диаметр, см	прирост боковых побегов, см	средний прирост по высоте, м	высота, м	диаметр, см	высота, м	диаметр, см
1	<i>Betula borysthena</i> Klok.	5.4	5.0	17.2	6.4	8.7	26.9	0.91	6.9	8.6	7.4	12.1
	<i>B. pendula</i> Roth	5.1	5.3	25.3	6.3	8.2	45.4	0.90	6.8	9.1	7.9	12.1
	<i>B. papyrifera</i> Marsh.	4.6	4.0	51.7	5.2	5.4	53.5	0.74	5.9	5.9	6.4	9.6
	<i>B. krylovii</i> G. Kryl.	4.5	5.2	37.1	5.1	6.2	42.5	0.72	5.5	6.7	6.7	9.9
2	<i>B. oycoviensis</i> Bess.	3.5	3.2	55.1	4.8	7.1	71.9	0.68	5.5	6.2	6.6	9.6
	<i>B. ermanii</i> Cham.	4.9	4.4	35.6	5.2	4.6	42.7	0.74	5.3	4.8	5.7	7.8
	<i>B. litwinowii</i> Doluch.	3.7	4.7	37.2	4.5	5.3	61.0	0.64	4.7	5.6	5.6	7.5
	<i>B. tauschii</i> (Hegel) Koidz.	2.1	1.5	25.8	2.8	2.0	29.9	0.40	3.5	3.1	4.9	4.9
3	<i>B. korshinskyi</i> Litv.	2.8	1.5	36.2	3.4	2.7	51.5	0.48	3.8	3.5	4.5	4.8
	<i>B. platyphylla</i> Sukacz.	2.2	1.4	17.5	2.4	4.2	31.8	0.34	2.6	2.7	3.3	3.4
	<i>B. alba</i> L.	—	—	—	2.2	1.1	30.9	0.31	2.4	2.3	3.2	3.4

Разделение видов березы на группы подтверждается и их состоянием, что особенно резко проявилось после засухи 1975 г. Без каких-либо повреждений

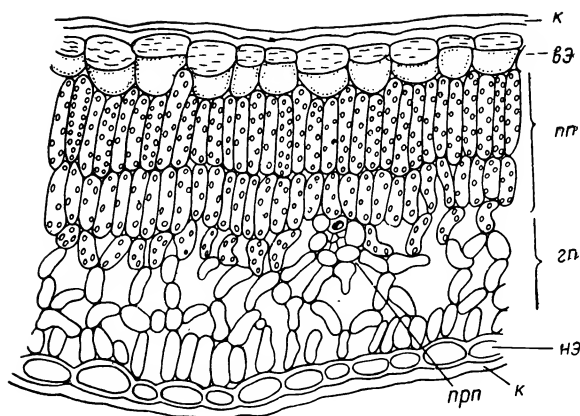


Рис. 1. Поперечный срез части листовой пластинки *Betula borysthenea*.

к — кутикула, вз — верхняя эпидерма, пп — палисадная паренхима, гп — губчатая паренхима, прп — проводящий пучок, нз — нижняя эпидерма.

перенесли засуху виды группы 1, тогда как у *B. platyphylla* и *B. alba* наблюдалось усыхание побегов до 2—3 баллов (по 5-балльной шкале).

Различная степень жизнестойкости берез в условиях интродукции находит отражение в анатомическом строении листа, которое коррелирует с их ростом и состоянием.

Листья видов березы в пределах рода в основном имеют мезоморфное строение и много сходных черт. В мезофилле листа различаются палисадная и губчатая ткани. У преобладающего большинства видов палисадная ткань двухслойная и состоит из вытянутых, плотносомкнутых клеток. Губчатая ткань многослойная; она состоит из 4—5 слоев удлинённых клеток. Клетки верхней эпидермы значительно крупнее клеток нижней, у некоторых видов (*B. oycoviensis*, *B. krylovii*, *B. borysthenea*, *B. pendula*) их стенки сильно утолщены. Устьица находятся только на нижней стороне листовой пластинки, причем их число в пределах изучаемых видов колеблется (табл. 2). Из 11 видов наибольшее число устьиц на 1 мм² отмечено у *B. tauschii*, *B. korshinskyi*, *B. pendula*, *B. oycoviensis*, *B. krylovii*, *B. borysthenea*. У *B. platyphylla* меньшее число устьиц сочетается с их мелкими размерами.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика устьичного аппарата различных видов рода *Betula*

Вид	Число устьиц на 1 мм ²	Размеры замыкающих клеток, мкм	
		длина	ширина
<i>Betula tauschii</i>	179 ± 4.7	30.3 ± 1.40	18.5 ± 0.80
<i>B. korshinskyi</i>	167 ± 6.6	34.3 ± 0.65	23.2 ± 0.35
<i>B. pendula</i>	142 ± 3.4	30.6 ± 1.30	20.4 ± 0.54
<i>B. oycoviensis</i>	141 ± 2.8	34.2 ± 0.98	21.5 ± 0.44
<i>B. krylovii</i>	137 ± 2.3	35.8 ± 0.44	24.3 ± 0.67
<i>B. borysthenea</i>	134 ± 4.8	33.4 ± 0.51	22.1 ± 0.67
<i>B. ermanii</i>	131 ± 4.5	37.1 ± 1.00	23.3 ± 0.36
<i>B. papyrifera</i>	116 ± 2.6	39.3 ± 1.20	24.1 ± 1.09
<i>B. litwinowii</i>	115 ± 3.0	38.6 ± 0.54	26.1 ± 0.48
<i>B. platyphylla</i>	110 ± 4.9	28.7 ± 0.24	20.7 ± 0.51

Важной приспособительной особенностью структуры листа в условиях сильного освещения является строение мезофилла, в частности сильное развитие палисадной ткани. Листья таких видов березы, как *B. papyrifera*, *B. oycoviensis*, *B. borysthenea*, *B. krylovii*, характеризуются появлением третьего слоя палисадных клеток. Необходимо отметить наличие со стороны нижней эпидермы

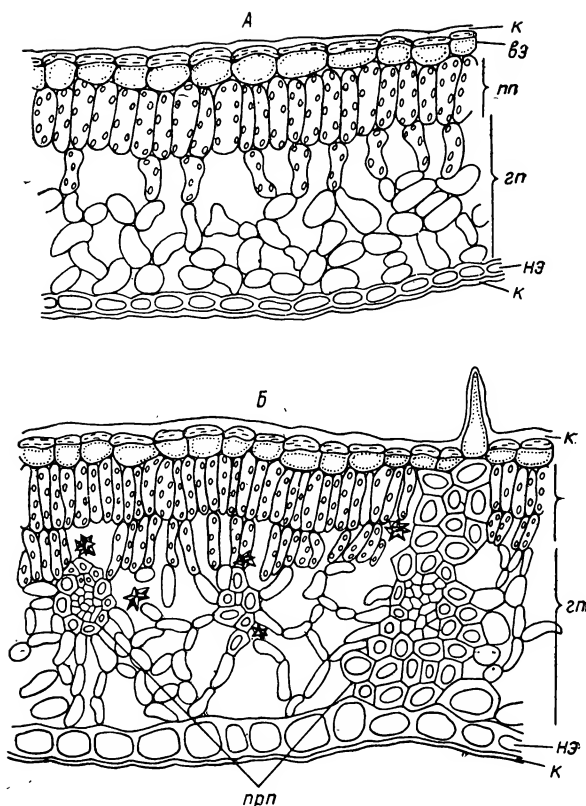


Рис. 2. Поперечный срез части листовой пластинки *Betula alba* в условиях Ленинграда (А) и Волгограда (Б).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

одного-двух рядов клеток палисадной паренхимы у *B. oycoviensis*, *B. krylovii*, *B. borysthenica*. У остальных же видов палисадная ткань представлена

ТАБЛИЦА 3

Гистологическая характеристика листьев видов рода *Betula*

Вид	Толщина эпидермы, мкм		Толщина мезофилла, мкм		Толщина листа, мкм	Индекс засухоустойчивости
	верхней	нижней	палисадного	губчатого		
Из Волгограда						
<i>Betula borysthenica</i>	33.8±0.65	18.4±0.34	94±2.3	67±1.5	217	97.1
<i>B. pendula</i>	22.2±0.78	10.1±0.29	60±1.4	54±1.8	142	101.0
<i>B. papyrifera</i>	26.0±0.83	14.3±0.38	94±2.5	63±1.6	194	92.4
<i>B. ermanii</i>	33.7±0.81	14.7±0.30	80±2.4	66±2.4	193	114.0
<i>B. krylovii</i>	39.5±0.52	18.2±0.41	94±3.0	81±3.6	232	97.6
<i>B. oycoviensis</i>	25.5±0.72	14.8±0.35	96±1.2	77±1.9	215	93.8
<i>B. korshinskyi</i>	32.6±0.77	17.2±0.44	97±2.9	63±1.0	205	98.8
<i>B. platyphylla</i>	28.9±1.00	11.9±0.50	71±1.9	64±1.6	177	114.0
<i>B. tauschii</i>	32.6±0.78	11.7±0.54	76±1.7	58±1.4	176	107.7
<i>B. alba</i>	28.7±0.81	16.5±0.38	60±1.4	63±1.5	172	120.0

Из Ленинграда

<i>B. oycoviensis</i>	24.4±0.80	12.3±0.40	55.7±1.7	57.4±1.3	150	—
<i>B. pendula</i>	27.3±0.69	12.4±0.36	55.4±2.3	66.9±5.1	161	—
<i>B. tauschii</i>	22.7±1.10	13.8±0.32	53.1±1.6	60.9±1.3	156	—
<i>B. alba</i>	28.2±1.10	13.0±0.37	58.3±2.3	59.3±1.2	163	—
<i>B. papyrifera</i>	27.7±1.20	15.1±0.40	78.9±1.80	66.7±1.7	179	—
<i>B. platyphylla</i>	28.0±0.80	15.0±0.39	64.3±1.30	68.0±2.0	171	—

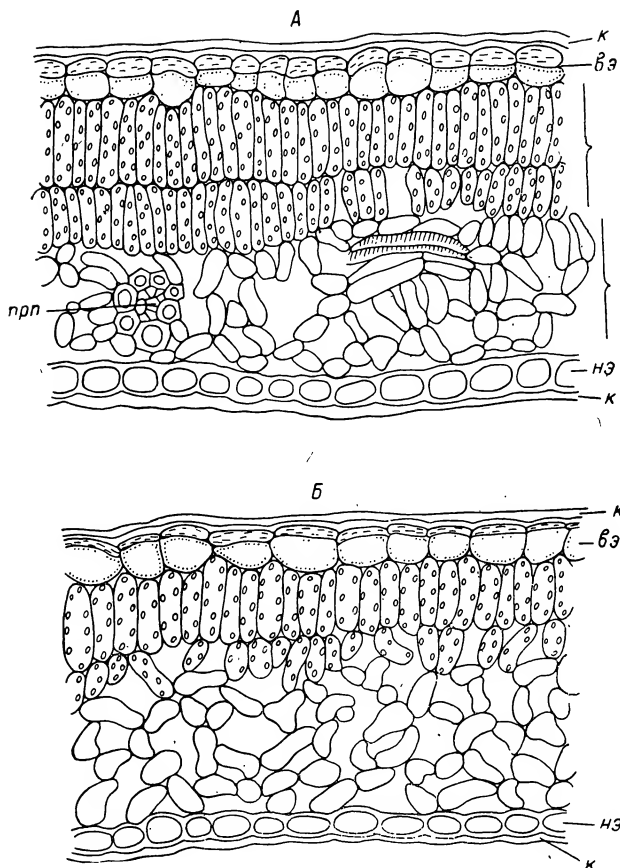


Рис. 3. Поперечный срез части листовой пластинки *Betula pendula* в условиях Волгограда (А) и Ленинграда (Б).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

двумя рядами клеток, причем у *B. ermanii* и *B. alba* (рис. 2) второй ряд более рыхлый, клетки его напоминают собирательную губчатую паренхиму (рис. 2).

Таким образом, изучаемые виды имеют различную степень приспособления к новым условиям обитания.

Для выявления характера изменения структуры листа при интродукции в сухую степь мы изучали анатомическое строение 5 видов березы, произрастающих в условиях Ленинграда. При этом установлены различия в структуре листьев. Листья берез из Ленинграда имеют, как правило, мезоморфное строение с четким разделением на губчатую и палисадную ткани. Как показывают рис. 2, 3 и табл. 3, палисадная ткань листа у видов, культивируемых в Волгограде (*B. pendula*, *B. alba*), имеет более мощное развитие и преобладает над губчатой паренхимой, тогда как у тех же видов из Ленинграда она представлена всего одним рядом клеток (*B. alba*) или же к нему надстраивается второй, скорее переходный между этими двумя тканями, чем типично палисодный, ряд рыхло расположенных клеток (*B. pendula*). Разница отмечается не только в соотношении тканей мезофилла, но и в толщине пластинки листа и в строении клеток эпидермы, особенно верхней. Верхняя эпидерма листьев видов березы (*B. pendula*, *B. oycoviensis*), как уже отмечалось, состоит из клеток с утолщенными оболочками, тогда как в условиях Ленинграда клетки эпидермы тонкостенные. Большой пластичностью по отношению к другим видам и особенно к своему северному представителю отличается *B. oycoviensis* (табл. 3).

Наряду с исследованием анатомических показателей в настоящее время уделяется внимание изучению индекса засухоустойчивости видов. Еще в конце прошлого столетия Г. Н. Высоцкий (1894) отмечал значение этого признака, сожалея о малой изученности данного вопроса. Исследования в этом направле-

нии проводили Гурский (1965), Куликов (1972), Н. В. Лысова (1981) и др. Сущность изменений листьев при засухе сводится к сокращению площади листа и уменьшению отношения ее к объему. Самым общим отличием ксероморфного листа от мезоморфного экологии считают более низкий индекс засухоустойчивости (поверхность/объем). В пределах каждого рода можно найти варьирование этого признака, но во всех случаях проявляется связь между влаголюбием растений и высоким значением индекса. Так, среди изученных нами видов рода *Betula* индекс засухоустойчивости *B. alba*, являясь самым высоким, подтверждает ее влаголюбие (табл. 3). Низким индексом характеризуются *B. borysthennica*, *B. oycoviensis*, *B. krylovii*, *B. papyrifera*.

Таким образом, приспособление видов березы к условиям сухой степи происходит в направлении ксероморфности признаков: у всех видов отмечена двухслойная палисадная ткань, а у наиболее засухоустойчивых отчетливо выделяется третий слой клеток и у нижней эпидермы надстраиваются 1—2 ряда столбчатых клеток, увеличивается толщина пластинки листа и уменьшается его площадь, увеличивается число устьиц на 1 мм², уменьшается индекс засухоустойчивости. Виды, выделенные по более высоким анатомическим показателям и засухоустойчивости, оказались лучшими по росту и состоянию, что позволило рекомендовать их в культуру на южных черноземах и темно-каштановых почвах сухой степи Нижнего Поволжья.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевская В. К. (1938). О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений. Бот. ж., 23, 4. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, Изд. АН ТССР. — Василевская В. К. (1965). Структурные приспособления растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. В кн.: Проблемы современной ботаники, 2. М.; Л., Наука. — Василевская В. К. (1979). Развитие экологической анатомии в СССР. Бот. ж., 64, 5. — Висockий Г. Н. (1894). О выборе наиболее подходящих для культуры в степях форм древесной растительности. Лесн. ж., 2—3. СПб. — Гурский А. В. (1965). Исследование ассимилирующих органов растений. Бюл. Гл. бот. сада, АН СССР, 57. — Куликов Г. В. (1972). Ксероморфизм и ксерофитизм вечнозеленых древесных растений в связи с их интродукцией на Южный берег Крыма. Тр. Никит. бот. сада, 55. — Лысова Н. В. (1981). Биология и экология клена серебристого при интродукции. Бюл. Гл. бот. сада, АН СССР, 121. — Холденко Б. Г., Осадчий В. М. (1974). Сравнительное эколого-анатомическое исследование листа у видов березы. Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, 3. — Givnish T. J. (1978). Ecological aspects of plant morphology: leaf form in relation to environment. Acta Biotheor., 27, 7. — Rudall P. (1979). Leaf and twig anatomy of *Eriope*, a xeromorphic genus of *Labiatae*. Bot. J. Lin. Soc., 78, 3.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 6 IV 1982.

И. Г. Лаверьева

ОБ УЛЬТРАСТРУКТУРЕ ХЛОРОПЛАСТОВ НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДУБРАВЫ (РАННЕВЕСЕННИЕ ЭФЕМЕРОИДЫ И ДЛИТЕЛЬНОВЕГЕТИРУЮЩИЕ ВИДЫ С СЕЗОННОЙ СМЕНОЙ ГЕНЕРАЦИЙ ЛИСТЬЕВ)

I. G. LAVERYCHEVA. ON CHLOROPLAST ULTRASTRUCTURE IN SOME HERBACEOUS PLANTS OF THE OAK FOREST (PRE-VERNAL EPHEMEROIDS AND SPECIES WITH LONG VEGETATION PERIOD. AND SEASONAL CHANGE OF LEAF GENERATIONS)

В травяном покрове лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» у трех видов эфемероидов и двух видов с сезонной гетерофилльностью изучали строение хлоропластов в столбчатых и губчатых клетках мезофилла. Существенных различий между ними не выявлено. Показано,

что содержание крахмальных зерен и пластоглобул в значительной степени связано с сезонной динамикой режима освещенности под пологом дубравы. Независимо от видовой принадлежности выявлены два морфоэкологических типа хлоропластов — рыхлотилакоидный (световой) и плотнотилакоидный (теновый), соответствующие высокой весенней и низкой летней освещенности в дубраве и связанные с экологической спецификой исследуемых феноритмотипов.

Выработка и регуляция приспособительных реакций растения на повторяющиеся изменения среды, в частности связь сезонного типа развития (феноритмотипа, по: Борисова, 1965) с сезонной динамикой режима освещенности, осуществляются в значительной степени на основе экологической пластичности фотосинтезирующего аппарата. В этом плане большой интерес представляют травянистые растения листопадного леса, которые в соответствии с ярко выраженной сезонной динамикой режима освещенности под пологом и разнообразием присущих им феноритмотипов формируют две характерные (весенняя и летняя) сезонные синузии травяного покрова (Горышина, 1969; Горышина, Нешатаев, 1974; Митина, Антонова, 1974). Так, весной, когда деревья безлиственны и освещенность высока (20—40 тыс. лк), здесь доминируют светолюбивые эфемероиды. Их короткий вегетационный период начинается при таянии снега в начале апреля и завершается в конце апреля—начале мая с началом формирования полога. После распускания листьев на деревьях за короткий период с конца апреля до середины мая освещенность под пологом резко падает и до осени остается относительно постоянной (1—3 тыс. лк). За период изменения светового режима в травяном покрове происходит и смена видового состава: весенние, быстровегетирующие, светолюбивые травы замещаются летними, теневыносливыми с более длительным и разнообразным по срокам окончания периодом вегетации. Но особый интерес представляют обладающие сложным типом сезонного развития сезонно-гетерофилльные виды, входящие в состав как летней, так и весенней синузий. Они начинают свое развитие весной вместе с эфемероидами и переживают наступление тени с отмиранием весенних и появлением новых теневыносливых генераций листьев, с которыми продолжают вегетацию до конца лета.

Фенологические и эколого-физиологические особенности эфемероидов и сезонно-гетерофилльных видов, их ассимиляционная деятельность и клеточнотканевая структура изучены достаточно подробно (Горышина, 1969, 1975, 1978). Показано, что с понижением уровня освещенности развиваются виды или генерации листьев с меньшей толщиной ассимиляционных тканей, с более короткими столбчатыми и более длинными губчатыми клетками, хотя эта закономерность может значительно искажаться видовой спецификой независимо от настоящих условий среды (Горышина и др., 1975). Затененные хлоропласты, как правило, крупнее и содержат больше хлорофилла, а число их в единице объема клетки и интенсивность потенциального фотосинтеза оказываются, напротив, более низкими (Горышина и др., 1975; Горышина, 1978; Заботина, 1978).

В настоящей работе стояла задача изучения особенностей строения хлоропластов травянистых растений дубравы различных феноритмотипов с целью выявления закономерностей адаптации ассимиляционного аппарата к сезонной динамике режима освещенности на ультраструктурном уровне. Работа является продолжением исследований, начатых в 1977 г. (Горышина, Лаверычева, 1980).

Объектами изучения служили ранневесенние эфемероиды *Scilla sibirica* Andrews, *Corydalis halleri* (Willd.) Willd., *Ficaria verna* Huds. и длительновегетирующие сезонно-гетерофилльные виды *Pulmonaria obscura* Dumort. и *Aegopodium podagraria* L. в ассоциации липо-дубняк снытевый с 300—350-летним древостоем. Структура фитоценоза, в котором проводилась работа (заповедник «Лес на Ворскле» Белгородской обл., южная лесостепь), достаточно хорошо изучена и описана в литературе (Нешатаев и др., 1974).

Сбор материала (с 10 растений каждого варианта) проводили в 10—11 ч; весной — в конце апреля, в период цветения эфемероидов и медуницы, и летом — в конце июня или начале июля, в период цветения сныти. Кусочки средней части зрелых листьев, недавно закончивших рост, фиксировали 2.5%-м раствором глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4) и затем — 2%-м раствором четырехоксида осмия на 0.1 М фосфатном буфере (pH 8.0) и

0.2 М сахарозе с последующим окрашиванием 2%-м раствором уранил-ацетата на спирту и заключением в аралдит. Ультратонкие срезы (~50 нм) контрастировали цитратом свинца и фотографировали на электронном микроскопе.

В хлоропластах мезофилла исследуемых растений отмечаются типичные черты строения: система фотосинтезирующих мембран, дифференцированная на гранные и межгранные тилакоиды, крахмальные зерна и пластоглобулы (рис. 1 и 2 — см. вклейки). Для количественной оценки содержания этих структур в хлоропластах были использованы следующие величины: парциальные объемы тилакоидов (гранных, межгранных и их суммы), крахмальных зерен и пластоглобул, число тилакоидов в наибольшей грани хлоропласта. Измерения проводили специальным морфометрическим методом (Аветисова, Стефанов, 1979; Силаева, Силаев, 1979). Результаты по всем вариантам исследования, включая дифференциацию на столбчатую и губчатую ткани мезофилла, представлены в табл. 1. В табл. 2 проведено сравнение содержания основных структурных компонентов хлоропластов в столбчатых и губчатых клетках мезофилла.

ТАБЛИЦА 1

Содержание основных структурных компонентов хлоропластов столбчатого (1), губчатого (2) и общей суммы клеток (3) мезофилла

Вид		ГТ	МТ	ЕТ	КЗ	ПГ	Т
<i>Scilla sibirica</i>	1	19.2 $\pm$ 3.5	9.9 $\pm$ 3.5	29.1 $\pm$ 5.3	0	1.5 $\pm$ 0.6	15.2 $\pm$ 2.8
	2	28.7 $\pm$ 5.2	10.7 $\pm$ 1.8	38.4 $\pm$ 6.8	0.6 $\pm$ 0.3	1.4 $\pm$ 0.5	19.0 $\pm$ 3.0
	3	24.5 $\pm$ 4.1	10.3 $\pm$ 1.8	33.8 $\pm$ 5.3	0.4 $\pm$ 0.2	1.5 $\pm$ 0.4	17.1 $\pm$ 2.1
<i>Corydalis halleri</i>	1	18.7 $\pm$ 3.1	12.6 $\pm$ 1.8	31.3 $\pm$ 4.6	11.9 $\pm$ 3.6	2.8 $\pm$ 1.5	9.2 $\pm$ 1.3
	2	15.8 $\pm$ 2.9	9.5 $\pm$ 3.1	25.3 $\pm$ 2.9	8.0 $\pm$ 2.1	2.7 $\pm$ 1.0	7.0 $\pm$ 1.6
	3	17.3 $\pm$ 2.5	11.0 $\pm$ 1.7	28.3 $\pm$ 3.4	10.0 $\pm$ 1.8	2.8 $\pm$ 0.8	8.4 $\pm$ 1.6
<i>Ficaria verna</i>	1	25.7 $\pm$ 4.8	8.5 $\pm$ 1.8	34.2 $\pm$ 4.2	18.9 $\pm$ 4.6	0.9 $\pm$ 0.5	10.9 $\pm$ 1.8
	2	19.9 $\pm$ 4.2	12.2 $\pm$ 2.7	32.1 $\pm$ 4.2	11.5 $\pm$ 2.6	2.8 $\pm$ 1.3	9.1 $\pm$ 1.2
	3	23.1 $\pm$ 2.8	10.2 $\pm$ 1.4	33.2 $\pm$ 2.5	15.6 $\pm$ 2.6	1.9 $\pm$ 0.6	9.7 $\pm$ 1.4
<i>Pulmonaria obscura</i> весной	1	16.8 $\pm$ 2.1	11.3 $\pm$ 2.7	28.2 $\pm$ 3.6	4.7 $\pm$ 2.2	0.9 $\pm$ 0.4	17.5 $\pm$ 4.6
	2	21.1 $\pm$ 3.7	13.8 $\pm$ 2.4	34.3 $\pm$ 4.1	1.1 $\pm$ 0.4	0.8 $\pm$ 0.4	19.9 $\pm$ 3.3
	3	19.1 $\pm$ 2.3	12.6 $\pm$ 2.4	31.7 $\pm$ 2.8	3.1 $\pm$ 1.1	0.8 $\pm$ 0.3	19.0 $\pm$ 3.2
<i>P. obscura</i> летом	1	61.7 $\pm$ 6.0	10.1 $\pm$ 2.2	72.0 $\pm$ 5.4	1.0 $\pm$ 0.9	0.5 $\pm$ 0.3	31.4 $\pm$ 6.4
	2	53.1 $\pm$ 6.3	26.3 $\pm$ 5.1	79.3 $\pm$ 5.7	1.0 $\pm$ 0.5	~0	43.1 $\pm$ 9.2
	3	57.6 $\pm$ 4.5	17.8 $\pm$ 3.6	75.4 $\pm$ 3.6	1.0 $\pm$ 0.4	0.3 $\pm$ 0.2	37.9 $\pm$ 6.9
<i>Aegopodium podagraria</i> весной	1	18.3 $\pm$ 3.0	15.2 $\pm$ 2.5	33.4 $\pm$ 3.8	4.8 $\pm$ 1.0	1.3 $\pm$ 0.7	13.0 $\pm$ 3.2
	2	24.4 $\pm$ 4.9	17.2 $\pm$ 2.7	41.6 $\pm$ 4.8	5.7 $\pm$ 1.7	0.5 $\pm$ 0.2	16.4 $\pm$ 2.9
	3	21.4 $\pm$ 2.6	16.2 $\pm$ 1.8	37.5 $\pm$ 3.6	5.1 $\pm$ 0.6	0.9 $\pm$ 0.4	15.5 $\pm$ 3.2
<i>»</i> летом	1	59.5 $\pm$ 4.2	17.5 $\pm$ 4.1	77.0 $\pm$ 4.2	1.7 $\pm$ 0.9	0.8 $\pm$ 0.4	40.4 $\pm$ 5.1
	2	65.1 $\pm$ 6.4	17.7 $\pm$ 3.7	82.9 $\pm$ 5.3	~0	~0	38.5 $\pm$ 5.1
	3	62.3 $\pm$ 3.3	17.6 $\pm$ 3.1	80.4 $\pm$ 2.9	1.0 $\pm$ 0.4	0.4 $\pm$ 0.2	39.5 $\pm$ 4.8

Примечание. Парциальные объемы: ГТ — гранных, МТ — межгранных, ЕТ — общей суммы тилакоидов, КЗ — крахмальных зерен, ПГ — пластоглобул; Т — число тилакоидов в наибольшей грани хлоропласта. У *S. sibirica* — слой клеток от поверхности листа: первый — 1, третий — 2, их сумма — 3. Уровень достоверности — 0.99.

ТАБЛИЦА 2

Качественная оценка содержания основных структурных компонентов хлоропластов столбчатого и губчатого мезофилла

Вид	Генерация листьев	ЕТ	ГТ	МТ	КЗ	ПГ	Т
<i>Scilla sibirica</i>		—	—	=	—	=	—
<i>Corydalis halleri</i>		+	= (+)	=	+	=	+
<i>Ficaria verna</i>		=	+	—	+	—	=
<i>Pulmonaria obscura</i>	Весенняя	—	—	=	+	=	= (—)
<i>Aegopodium podagraria</i>	»	—	—	=	=	+	—
<i>P. obscura</i>	Летняя	—	+	—	=	+ (~0)	—
<i>A. podagraria</i>	»	—	=	=	+ (~0)	+ (~0)	=

Примечание. Содержание структуры выше в хлоропластах: столбчатых (+), губчатых клеток (—), одинаково и в тех, и в других (=) (см. табл. 1).

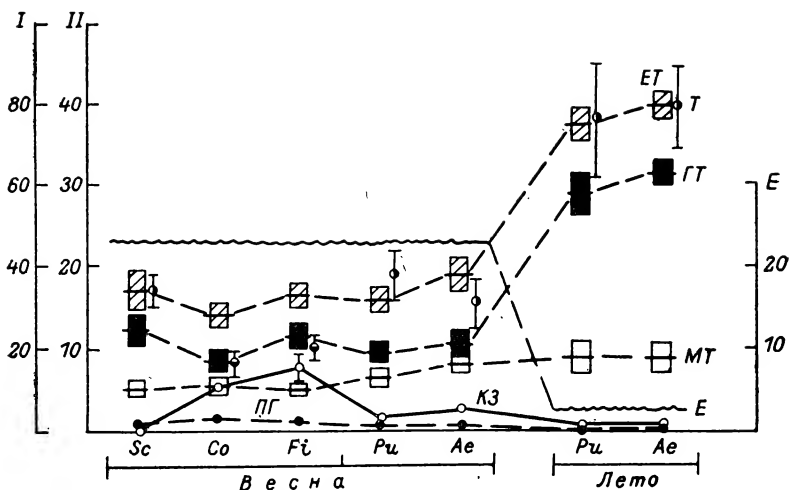


Рис. 3. Содержание основных структурных компонентов в хлоропластах мезофилла эфемероидов и сезонно-гетерофильных видов в связи с сезонным режимом освещенности под пологом дубравы.

На осях ординат: I — парциальные объемы гранных ГГ, межгранных МТ, общей суммы ЕТ тилакоидов, крахмальных зерен КЗ, пластоглобул (в %), II — число тилакоидов в наибольшей грани хлоропласта Т; E — освещенность, тыс. лк (по данным Горышиной, 1969); на оси абсцисс: Sc — *Scilla sibirica*, Co — *Corydalis halleri*, Fi — *Ficaria verna*, Pu — *Pulsatilla obscura*, Ae — *Aegopodium podagraria*. Уровень достоверности — 0.99.

Характер тканевой дифференциации мембранной системы хлоропластов более четко выявляется при сравнении растений весенней синузии. У хохлатки и чистяка содержание гран, как и общей суммы тилакоидов, оказывается выше в хлоропластах столбчатых клеток, а у весенних листьев медуницы и сныти — в хлоропластах губчатых клеток. Это отражало бы специфику феноритмотипов, если бы в межклеточной дифференциации хлоропластов пролески не обнаруживалось сходство с сезонно-гетерофильными видами: содержание гран и общей суммы тилакоидов у пролески оказывается выше в хлоропластах клеток, более удаленных от поверхности листа. В летних листьях медуницы и сныти тканевая дифференциация мембранной системы хлоропластов не выражена. Содержание межгранных тилакоидов в большинстве случаев не различается. Содержание крахмальных зерен во всех вариантах исследования, за исключением пролески, либо выше в столбчатых клетках, либо и в тех и в других одинаково. Характер содержания пластоглобул выражен нечетко: у эфемероидов намечается тенденция к их преобладанию в хлоропластах губчатых клеток, а у сезонно-гетерофильных видов — в столбчатых. Число тилакоидов в наибольшей грани хлоропласта различается в тканях мезофилла аналогично содержанию гранных или общей суммы тилакоидов.

Обобщенные данные для всего мезофилла (без дифференциации на столбчатые и губчатые клетки) представлены на рис. 3, где по общему виду диаграмм, для удобства сравнения соединенных кривыми, можно составить представление о сезонном профиле адаптации структуры хлоропластов к свету, а также наметить некоторые ее межвидовые различия.

Отчетливо видно значительное сходство в строении хлоропластов, ассимилирующих весной (как эфемероидов, так и длительновегетирующих видов), и резкое отличие их в совокупности от хлоропластов летних листьев длительновегетирующих видов. Весной в хлоропластах всех видов межгранные тилакоиды составляют от 10 до 16, гранные — от 17 до 24, общая сумма тилакоидов — от 28 до 38 % объема. В летних листьях медуницы и сныти содержание гранных (55—65 %) и общей суммы тилакоидов (75—80 %) в 2.5—3 раза выше, чем в весенних; содержание межгранных тилакоидов летом (18 %) немного выше, чем у эфемероидов (10—11 %) и медуницы весной (13 %), хотя у сныти оно, очевидно, постоянно. Тот же характер различий и в числе тилакоидов наибольших гран: в летних листьях медуницы и сныти оно в 2—2.3 раза выше, чем в весенних, и в 3—4 раза выше, чем у эфемероидов. В отношении крахмальных зерен и пла-

стоглобул намечается противоположная закономерность: их содержание в хлоропластах весенней синузии трав (крахмал 3—15 и пластоглобулы 0.8—2.8%) значительно выше, чем в хлоропластах летней синузии (крахмал 1 и пластоглобулы 0.3—0.4%). Лишь у пролески содержание крахмала в хлоропластах оказывается еще более низким (0.4%).

При сравнении растений весенней синузии выявляются некоторые различия, имеющие, по-видимому, более частную экологическую специфику. Так, по числу тилакоидов в наибольшей грани хлоропласты хохлатки и чистяка (8—10) отличаются от хлоропластов весенних листьев медуницы и сныти (16—19), как и от хлоропластов пролески (17). Содержание крахмала у медуницы и сныти (3—5%) в 10 раз выше, чем у пролески, но в 3 раза ниже, чем у хохлатки и чистяка (10—15%). По отношению содержания гранных тилакоидов к числу тилакоидов в наибольшей грани можно заключить о различном механизме гранообразования у исследуемых феноритмотипов: в хлоропластах эфемероидов грани хотя и занимают примерно тот же объем, мельче и многочисленнее, чем грани в хлоропластах весенних листьев длительновегетирующих видов. Различается по феноритмотипам и содержание пластоглобул: у пролески, хохлатки и чистяка оно выше (1.5—2.8%), чем у медуницы и сныти (0.8—0.9%).

На рис. 4 представлены построенные по нашим данным диаграммы содержания гранных тилакоидов, крахмальных зерен и пластоглобул, а также построенные по литературным данным (Горыпина, 1978; Заботина, 1978) диаграммы интенсивности потенциального фотосинтеза одного хлоропласта и содержания хлорофилла в единице его объема у исследуемых видов. Их сопоставление, для удобства показанное на графике с помощью кривых, и сравнение с рис. 3 приводят к заключению о наличии прямой связи между содержанием тилакоидов, в особенности гранных, и содержанием хлорофилла у всех видов (в наименьшей степени выражено у пролески). Прямая связь обнаруживается также между интенсивностью фотосинтеза и содержанием крахмальных зерен или пластоглобул. В параллельном сравнении содержания хлорофилла и тилакоидов с интенсивностью фотосинтеза и содержанием крахмала или пластоглобул отчетливо выявляется обратная зависимость. Эти связи представляются особенно интересными, поскольку выступают при сравнении результатов прямых измерений ультраструктуры с расчетными функциональными характеристиками.

Следует принять во внимание, что соответственно возрасту исследуемых нами листьев на рис. 4 приведены самые высокие в онтогенезе растения или же генерации листьев значения их фотосинтетической активности (Горыпина, 1969, 1978). Это позволяет исключить влияние на характер полученных различий в структуре хлоропластов фактора старения листа. Тогда повышенное содержание пластоглобул, как и накопление крахмала, может проявляться еще не как признак старения хлоропластов (Гамалей, Куликов, 1978), а как нормальный процесс, сопутствующий наиболее высокой фотосинтетической активности хлоропластов в наиболее оптимальных для этого условиях, например при более высокой освещенности под пологом дубравы.

На рис. 4, как и на рис. 3, четко проявляется экологическое сходство в строении хлоропластов различных видов растений, входящих в состав определенной синузии фитоценоза. Некоторые отклонения в активности и строении хлоропластов пролески (низкие фотосинтез и содержание крахмала), мы полагаем, не нарушают общего соответствия строения хлоропластов специфике светового режима в синузии. Необходимость уточнения данных не исключена. Но, вероятнее всего, указанные особенности объяснимы тем, что у нее единственной из исследуемых видов листовая пластинка имеет линейную форму и расположена почти параллельно направлению световых лучей, что приводит к значительному ослаблению освещенности на ее поверхности. Природа этих явлений требует более детального изучения.

Остается неясным, являются ли исследуемые особенности строения хлоропластов выражением их универсальной модификационной пластичности или они жестко привязаны к условиям среды наследственными свойствами вида. Тем не менее в совокупности представленных данных с очевидностью выступает общесезонный, единый для различных видов профиль адаптации хлоропластов к ус-

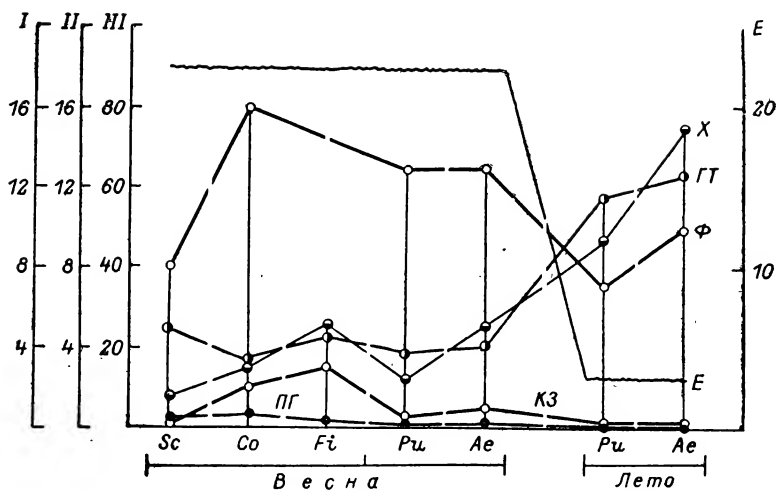


Рис. 4. Содержание гранных тилакоидов *ГТ*, крахмальных зерен *КЗ* и пластоглобулин *ПГ* (ось *III*, в процентах), интенсивность потенциального фотосинтеза одного хлоропласта *Ф* — (ось *I*, $\text{мкг CO}_2 \cdot 10^{-8} / \text{ч} \times \text{хлоропласт}$) и содержание хлорофилла в единице его объема *X* (ось *II*, $\text{мкг хлорофилла} \times 10^{-8} / \text{мкм}^3 \text{ хлоропласта}$) у эфемероидов и сезонно-гетерофильных видов в связи с сезонным режимом освещенности.

Ф и *X* — по данным Горышиной (1978) и Заботиной (1978). Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

ловиям освещенности, проявляющийся у каждого вида соответственно специфике сезонного типа развития.

Результаты проведенных исследований позволяют сделать следующие выводы.

1. Независимо от видовой принадлежности выявлены два морфоэкологических типа хлоропластов — рыхлотилакоидный (световой) и плотнотилакоидный (теневого), которые соответствуют сезонным фазам освещенности в дубраве — высокой весенней и низкой летней — и отражают особенности исследуемых феноритмотипов.

2. У эфемероидов и весенней генерации листьев длительновегетирующих сезонно-гетерофильных видов при высокой весенней освещенности формируются хлоропласты рыхлотилакоидного, или светового типа с низким содержанием относительно мелких гран, чему соответствует низкое содержание хлорофилла, с высоким содержанием крахмала и пластоглобул, проявляющие высокую фотосинтетическую активность.

3. В летней генерации листьев длительновегетирующих видов в условиях низкой летней освещенности формируются хлоропласты плотнотилакоидного, или теневого типа с высоким содержанием очень крупных гран, чему соответствует высокое содержание хлорофилла, с низким содержанием крахмала и пластоглобул, проявляющие низкую фотосинтетическую активность.

4. Крахмальные зерна и пластоглобулы можно рассматривать как продукт нормальной фотосинтетической деятельности хлоропластов, образование которого происходит тем интенсивнее, чем благоприятнее условия для фотосинтеза.

5. Характерные и существенные различия в строении хлоропластов столбчатых и губчатых клеток мезофилла не выявлены. Вместе с тем намечены тенденции а) к преобладанию крахмала в хлоропластах столбчатых клеток у всех видов, за исключением пролески; б) к преобладанию гранных тилакоидов в хлоропластах столбчатых клеток у эфемероидов и губчатых клеток у сезонно-гетерофильных видов весной.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисова Л. В., Стефанов С. Б. (1979). Применение морфометрии в исследованиях ботанических объектов. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 4. — Борисова И. В. (1965). Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, Геоботаника, 17. — Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. (1978). Развитие хлоренхимы листа. Л., Наука. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л., Изд. ЛГУ.

— Горышина Т. К. (1975). Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л., Изд. ЛГУ. — Горышина Т. К. (1978). Сезонные изменения фотосинтеза у травянистых растений лесостепной дубравы в связи с динамикой пластидного аппарата листа. Экология, 6. — Горышина Т. К., Заботина Л. Н., Пружина Е. Г. (1975). Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. Экология, 5. — Горышина Т. К., Лаверьева И. Г. (1980). Об ультраструктуре хлоропластов в весенних и летних листьях двух травянистых видов лесостепной дубравы в связи с сезонной динамикой освещенности. Бот. ж., 65, 9. — Горышина Т. К., Нешатаев Ю. Н. (1974). Основные черты микроклимата дубового леса. В кн.: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Учен. зап. ЛГУ, 53, 367. — Заботина Л. Н. (1978). Сезонная динамика содержания хлорофилла в листьях эфемероидов лесостепной дубравы. В кн.: Вопросы экологической анатомии и физиологии растений. Тр. Петергоф. биол. инст., 27. — Митина М. Б., Антонова Л. А. (1974). Сезонное развитие растений лесостепной дубравы. В кн.: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Учен. зап. ЛГУ, 53, 367. — Нешатаев Ю. Н., Плавников В. Г., Самилjak С. В., Счастлиная Л. С., Терешенкова И. А. (1974). Лесостепная дубрава «Лес на Ворскле». В кн.: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Учен. зап. ЛГУ, 53, 367. — Силаева А. М., Силаев С. В. (1979). Методы количественного анализа электронномикроскопических изображений хлоропластов. Физиол. биох. культур. раст., 11, 6.

Ленинградский государственный университет.

Получено 15 VII 1982.

УДК 581.55 : 539.22 : 633.2 (571.61)

Н. А. Крупянко

СИНУЗИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ТРАВЯНОГО ЯРУСА КЕДРОВНИКОВ УССУРИЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

N. A. KRUPYANKO. SYNUSIAL STRUCTURE OF THE HERBACEOUS LAYER IN CEDAR BROAD-LEAVED FORESTS OF THE USSURIYSK RESERVE

Выявлены основные синузии травяного яруса кедровников Уссурийского заповедника (Приморский край). Таковыми являются широколистная, осочковая, джефферсониевая, хлорантовая, мелколистная, щитовниковая синузии. Дана эколого-фитоценотическая характеристика этих синузий, показана роль синузий как специфических индикаторов экологических условий местообитаний.

Синузиальная структура растительных сообществ проявляется в их горизонтальной и вертикальной неоднородности, обусловленной многообразием микробиотопов внутри биогеоценоза и ценотическим влиянием растений всех ярусов друг на друга.

К одному типу леса не могут относиться сообщества с различной синузиальной структурой. В процессе филогенеза в каждой экологически выраженной лесной группировке выработались своеобразные синузии, состоящие из растений разных видов, возникших в разное время, но занимающих однотипную экологическую нишу (Сукачев, Зонн, 1961), поэтому синузиальная организация служит одним из основных признаков в классификации растительных сообществ. Все структурные части фитоценоза приспособлены друг к другу и представляют собой единую взаимосвязанную систему (Миняев, 1963; Норин, 1979, 1980). При классификации лесов Дальнего Востока исследователи мало затрагивали синузиальную структуру сообществ или вообще не уделяли ей внимания (Ивашкевич, 1927; Васильев, 1938; Колесников, 1956; Соловьев, 1958), в результате чего эти классификации имеют существенные недоработки.

Широколиственно-темнохвойные леса южной части Дальнего Востока очень сложны по составу, что отражается на структуре этих лесов. В работах И. Т. Ивановой с соавторами (1963) и В. М. Пономаренко и В. И. Таранкова (1968) предпринята попытка выявить микрогруппировки в некоторых лесных фитоценозах Приморья. А. Г. Крылов (1974) приводит характеристику синузиальной структуры, дающую представление об основных типах синузиальной организации древостоя, подлеска и напочвенного покрова в некоторых коренных лесных фитоценозах Приморья.

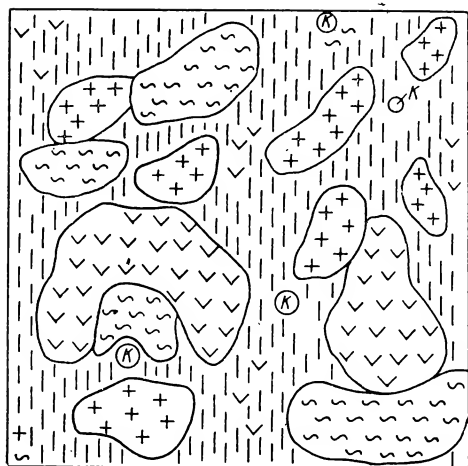


Рис. 1. Участок кедровника осоково-мелкотравного, 10×10 м.

Синузии: 1 — василистника тычиночного, 2 — мигеллы годой+группанки почколистной, 3 — майника двулистного+кислицы обыкновенной, 4 — осоки кривонозой, 5 — кедр.

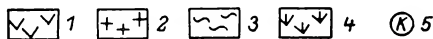
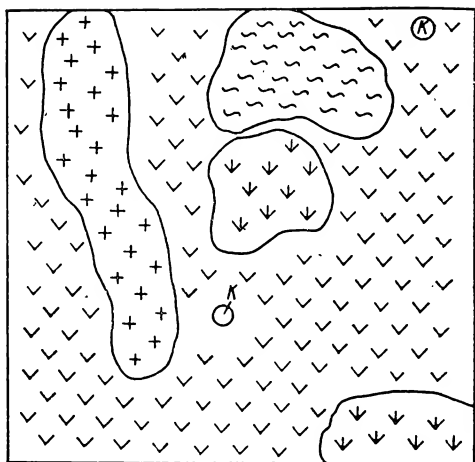


Рис. 2. Участок кедровника крупноплодопородного, 10×10 м.

Синузии: 1 — страусника германского, 2 — щитовника владивостокского, 3 — осмунды азиатской, 4 — адиантума стоповидного, 5 — кедр.

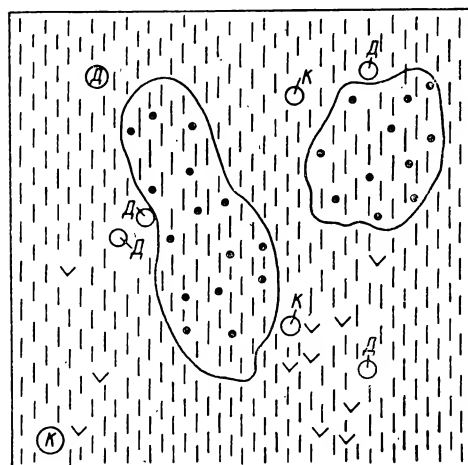


Рис. 3. Участок кедровника с дубом осочкового, 10×10 м.

1 — подмаренник даурский, 2 — синузия осоки ланцетной, 3 — щитовник Буша, 4 — кедр, 5 — дуб.

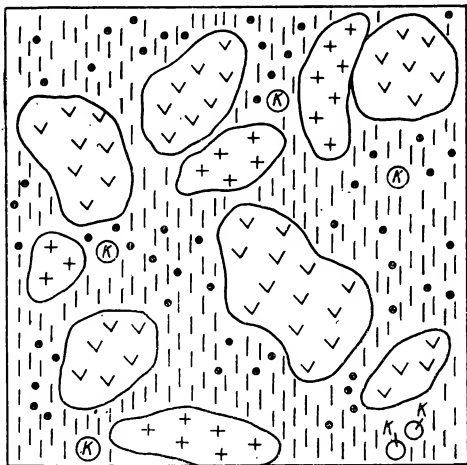


Рис. 4. Участок кедровника кленово-осоково-лабазникового, 10×10 м.

Синузии: 1 — лабазника дланевидного, 2 — лесного мака весеннего, 3 — осоки кривонозой, 4 — мелкотравья, 5 — кедр.

Термин «синузия» был введен Г. Гамсом в 1918 г., но до сих пор еще нет единого мнения относительно этого понятия. Мы разделяем взгляды В. Н. Сукачева на синузии как на структурные части фитоценозов, характеризующиеся определенным видовым составом, определенной экологией составляющих их видов, пространственной обособленностью, а следовательно, и особой фитоценотической средой (микросредой), создаваемой растениями данной синузии (Сукачев, 1931; Сукачев, Зонн, 1961).

Все исследователи, несмотря на теоретические и методические разногласия, видят в анализе структуры фитоценозов путь к познанию сложных законов ассоциирования, взаимоотношений растений и их эволюции. Принципы функциональной оценки синузий лесных фитоценозов были разработаны С. А. Ильинской (1963).

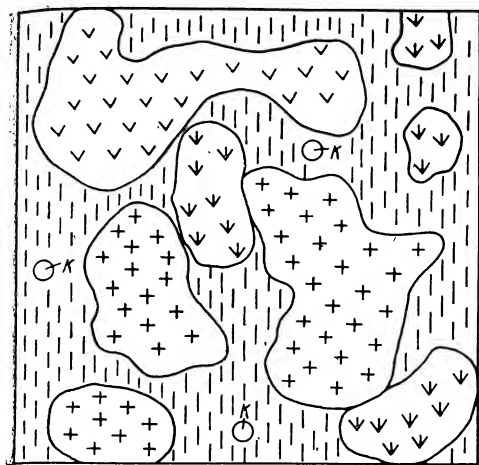


Рис. 5. Участок кедровника кленово-хлорантово-широколистного, 10×10 м.

Синузии: 1 — щитовника владивостокского, 2 — хлоранта японского, 3 — джефферсонии сомнительной, 4 — осики кривоносой; 5 — кедр.

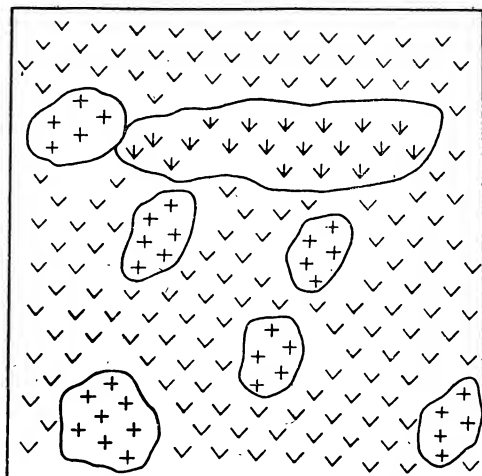


Рис. 6. Участок кедровника хлорантово-недотрогового, 10×10 м.

Синузии: 1 — хлоранта японского, 2 — недотроги обыкновенной, 3 — щитовника австрийского.

Целью настоящей работы было выявление наиболее характерных синузий травяного яруса кедровников и их эколого-фитоценоотической обусловленности.

Материалом для работы послужили результаты экспедиционных исследований 1976 г., которые проводились в Уссурийском заповеднике им. В. Л. Комарова.

Методика исследования

Полевое изучение синузиальной структуры проводили по стандартной методике Сукачева (Сукачев, 1931; Сукачев, Зонн, 1961), т. е. путем описания конкретных сообществ. Большинство описаний было дополнено детальным картированием травяного покрова. Картирование дает возможность иллюстрировать характер синузиальности, более точно определять площадь, занимаемую каждой синузией, уточнять закономерности размещения их на территории сообщества. Для этого выделяли площадки 10×10 м. Для более точного определения местонахождения растений площадку дополнительно делили на четыре квадрата 5×5 м. На листе миллиметровой бумаги определенными значками отмечали местонахождение каждого крупного растения и группы мелких растений одного вида. Обработка материала проходила по следующему плану. Просматривали составленные планы травяного покрова на пробных площадях, оконтуривали и определяли границы синузий. Сведения о синузиальной структуре дополняли по геоботаническим описаниям.

В результате исследований было выполнено 70 геоботанических описаний и составлено 56 планов травяного яруса.

При определении жизненных форм лесных растений использовали классификацию Крылова (1974).

* Всего на исследованной территории было выделено 17 типов леса с различной синузиальной структурой их травяных ярусов. 3—4-кратная повторность описаний в каждом типе леса показывает относительную однородность синузиального строения фитоценозов.

На рис. 1—6 приводятся схемы синузиального строения травяного яруса некоторых типов кедровников.

Результаты изучения синузиального сложения травяного яруса представлены в таблице.

Основные синузиды травяного яруса кедровников

№ п. п.	Тип леса	Рельеф	Древостой (состав, сомкнутость крон)	Подлесок (в некоторых случаях указана сомкнутость)	Синузиды
1	Кедровник осоково-крупнопоротниковый	Надпойменные террасы	6К4Ид+Иг+Бр, 0.5	Редкий	1. Щитовника Буша (<i>Dryopteris buschiana</i> Fomin) 2. Щитовника австрийского (<i>D. austriaca</i> (Jacq.) Woupar ex Schinz et Thell. 3. Осоковая (<i>Carex campylophina</i> V. Krecz.) 4. Крапивная (<i>Urtica laetevirens</i> Maxim.)
2	Кедровник крупнопоротниковый	Высокая терраса р. Каменки	8К2Ла+Ид, 0.5	Редкий	1. Щитовника Буша (<i>Dryopteris buschiana</i>) 2. Осмунды азиатской (<i>Osmundastrum asiaticum</i> (Fern.) Tagawa) 3. Страусника (<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Todaro) 4. Адiantовая (<i>Adiantum pedatum</i> L.)
3	Кедровник кленово-осоково-лабазниковый		8К2Ид, 0.3		1. Лабазниковая (<i>Filipendula palmata</i> (Pall.) Maxim.) 2. Осоковая (<i>Carex campylophina</i>) 3. Маковая (<i>Chelidonium vernale</i> (Maxim.) Ohwi) 4. Мелкогранная (<i>Waldsteinia ternata</i> (Steph.) Fritsch, <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Thalictrum filamentosum</i> Maxim.)
4	Кедровник кленово-хлорантово-широкотравный	Нижняя часть склона южной экспозиции	9К1Ла, 0.6	Хорошо развит	1. Хлорантовая (<i>Chloranthus japonicus</i> Siebold) 2. Щитовниковая (<i>Dryopteris wladivostokensis</i> (B. Fedtsch.) Kom.)
5	Кедровник хлорантово-недо-травяной	Нижняя часть склона	9К1Км, 0.6	Не выражен	3. Осоковая (<i>Carex campylophina</i>) 1. Недотравяная (<i>Impatiens noli-tangere</i> L.)
6	Кедровник с дубом осочково-широкотравный	Склоны средней крутизны южной экспозиции	7К3Дм+Ла, 0.6	Редкий	2. Хлорантовая (<i>Chloranthus japonicus</i>) 1. Осочковая (<i>Carex reventata</i> V. Krecz.) 2. Джефферсоновская (<i>Jeffersonia dubia</i> (Maxim.) Benth. et Hook. f. ex Baker et Moore) 3. Широкогранная (<i>Phryma leptostachya</i> L., <i>Convallaria keiskei</i> Miq., <i>Lamium barbatum</i> Siebold et Zucc., <i>Asarum sieboldii</i> Miq.)
7	Кедровник лещиновосочковый	Средняя часть склона	6К4Ла, 0.6	Густой, 0.7	1. Осочковая (<i>Carex lanceolata</i> Boott) 2. Маковая (<i>Chelidonium vernale</i>)

№ п. п.	Тип леса	Рельеф	Древостой (состав, сомкнутость крон)	Подлесок (в некоторых случаях указана сомкнутость)	Сингузии
8	Кедровник кленово-разнокустарниково-широко-отравно-осочковый	Средняя часть склона	7К2Ла1Км, 0.5	Густой, 0.6—0.7	1. Осочковая (<i>Carex lanceolata</i>) 2. Широкоотравная (<i>Sanicula rubriflora</i> Fr. Schmidt ex Maxim., <i>Jeffersonia dubia</i> , <i>Copallaria keiskei</i> , <i>Asarum sieboldii</i>)
9	Кедровник кленово-хлорантово-осочковый	Нижняя часть склона	8К2Ла+Км, 0.6	Не выражен	1. Осочковая (<i>Carex repens</i>) 2. Хлорантовая (<i>Chloranthus japonicus</i>)
10	Кедровник разнокустарниково-папоротниково-осочковый	Пологие склоны	8К2Ла, 0.6	Густой	3. Щитовниковая (<i>Dryopteris austriaca</i>)
11	Кедровник с дубом осочковый	Крутые склоны южных экспозиций	7К3Дм, 0.4	Редкий	1. Осочковая (<i>Carex lanceolata</i> , <i>C. ussuriensis</i> Коп., <i>C. campylorhina</i>) 2. Щитовниковая (<i>Dryopteris austriaca</i>)
12	Кедровник кленово - папоротниково-осоковый	Долины и шлейфы склонов	7Г*2Ла1Ям, 0.5—0.6	Густой, 0.6	1. Осочковая (<i>Carex lanceolata</i>) 2. Осочково-папоротниковая (<i>C.* lanceolata</i> , <i>Galium davuricum</i> Turcz. ex Ledeb.)
13	Кедровник осоково-мелкотравный	Нижняя часть склона восточной экспозиции	7К1Пц1Дм1Ла, 0.4	Редкий	1. Осоковая (<i>C. campylorhina</i>) 2. Страусника (<i>Matteuccia struthiopteris</i>) 3. Адлантовая (<i>Adiantum pedatum</i>) 4. Маковая (<i>Chelidonium vernale</i>)
14	Кедровник разнокустарниково-мелкотравный	Очень крутые склоны теневой экспозиции	8К1Ла1Дм, 0.5	Густой, 0.7	2. Мелкотравная (<i>Waldsteinia ternata</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) E. W. Schmidt, <i>Mitella nuda</i> L., <i>Oxalis acetosella</i>) 2. Осоковая (<i>Carex campylorhina</i>) 3. Васильчатника (<i>Thalictrum filamentosum</i>)
15	Кедровник грабово-папоротниково-майниковый	Пологие склоны — западной экспозиции	9К1Гр, 0.5	Не выражен	4. Мелкотравная (<i>Oxalis acetosella</i> , <i>Waldsteinia ternata</i> , <i>Mitella nuda</i>) 1. Майниковая (<i>Maianthemum bifolium</i>)
16	Кедровник с дубом осочково-мелкотравный	Склоны южной экспозиции	4К4Дм1Пц1Бр, 0.5	Редкий	2. Щитовниковая (<i>Dryopteris buschiana</i>) 1. Осочково-мелкотравная (<i>Carex ussuriensis</i> , <i>Waldsteinia ternata</i> , <i>Scutellaria ussuriensis</i> (Regel) Kudo)
17	Кедровник чубушничково-папоротниково-мелкотравный	Долины и шлейфы склонов	8К2Пц, 0.5	Хорошо развит 0.6—0.7	1. Мелкотравная (<i>Oxalis acetosella</i> , <i>Waldsteinia ternata</i>) 2. Щитовниковая (<i>Dryopteris buschiana</i>)

Примечание. К — кедр, Ил — ильм долинный, Иг — ильм горный, Бр — берега ребристая, Ла — липа амурская, Дм — дуб монгольский, Км — клен мелколистный, Ям — ясень маньчжурский, Пц — пихта цельнолистная.

При рассмотрении синузий травяного покрова как структурных частей сообщества ясно прослеживается фитоценотическая обусловленность данных структурных образований. Это проявляется в том, что видовой состав и структура синузий находятся в тесной зависимости от развития и сомкнутости древостоя, обилия подлеска, почвенно-грунтового режима. На последний травянистая растительность реагирует более чутко и находится с ним в более тесной связи, чем деревья, поэтому синузии травяного покрова можно рассматривать как специфические индикаторы экологических условий местообитания.

В кедровниках, занимающих высокие надпойменные террасы рек с мощными влажными почвами (см. таблицу, №№ 1, 2), в слоении травяного яруса участвуют синузии тех видов, которые в наибольшей степени требуют постоянного проточного увлажнения, богатых минеральными веществами почв. Древостой в таких лесах двухъярусный, подлесок обычно не выражен, а если и есть, то очень редкий, состоящий из отдельных экземпляров чубушника *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., элеутерококка *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., смородины *Ribes mandchuricum* (Maxim.) Kom. Травяной покров мощный, он затрудняет возобновление древесных пород, поэтому подрост очень редкий. Основные синузии в таких кедровниках образованы крупными папоротниками — страусником, осмундой, щитовником Буша. Высота их 0.5—0.7 м, проективное покрытие 0.7—0.8. Для этих типов леса отмечены и синузии таких мезофильных видов, как недотрога обыкновенная, крапива светло-зеленая. Из осоковых синузий встречается синузия *Carex corymbosa*. Синузии крупных папоротников, недотроги, крапивы характерны для лиственных лесов с влажными почвами. По-видимому, влияние почвенных условий на травяной покров оказалось сильнее влияния древесной эдификаторной синузии кедра. По отношению к последней эти виды образуют деструкторные синузии.

В кедровниках, приуроченных к шлейфам склонов (см. таблицу, №№ 12, 17), роль крупнопоротниковых синузий уменьшается. Здесь появляется хорошо выраженный подлесок, изменяется травяной покров. Это является следствием изменения почвенных условий — уменьшение влажности, появление щебня в почве. Однородность почвенных условий нарушается, и это обуславливает большую разнородность и пестроту травяного покрова. В подлеске обычно преобладают чубушниковая и разнокустарниковые синузии, под пологом которых в травяном ярусе располагаются синузии щитовника Буша, мака, адiantума, осоки кривоносои, мелкотравья. Их распределение зависит от густоты кустарникового яруса. В окнах подлеска располагаются синузии щитовника, адiantума, а непосредственно вблизи кустарников, в условиях притененности ими и обедненности почв, — синузии мака, осоки, мелкотравья.

Для кедровников, занимающих высокие террасы речной долины, кроме вышеуказанных синузий, характерна еще одна синузия — лабазниковая (см. таблицу, № 3). Она равномерно распределяется в окнах древостоя, чередуясь с осоковой синузией. Ее развитию способствуют мощные, богатые почвы и благоприятные условия освещения. Такие синузии представляют интерес как индикаторы определенных экологических условий местообитания.

В нижних и средних частях склонов различной крутизны преимущественно южной экспозиции развиваются кедровники с преобладанием в травяном покрове широколиственных синузий (см. таблицу, №№ 4—6). Сомкнутость древостоя здесь 0.6, что создает хорошие условия освещения. Подлесок выражен слабо и поэтому не оказывает существенного влияния на травяной ярус. Равномерность почвенных условий и освещения обуславливает большие размеры синузий. Характерными здесь являются хлорантовая и джефферсониевая синузии, а также те, в составе которых участвуют несколько типичных лесных неморальных видов, таких как *Convallaria keiskei*, *Asarum sieboldii*, *Jeffersonia dubia*, *Sanicula rubriflora*.

Характерной группой синузий в кедровниках Уссурийского заповедника являются осочковые синузии, образованные одним из следующих видов дерновинных осок — *Carex reventata*, *C. lanceolata*, *C. ussuriensis* — или же различной

комбинацией этих видов. Типы леса с преобладанием в травяном покрове осочковых синузий занимают водоразделы, склоны различной крутизны и экспозиции (см. таблицу, №№ 7—10). Кустарниковый ярус развит очень хорошо и представлен лещиной маньчжурской, чубушником тонколиственным, смородиной маньчжурской, жимолостью горбатой, элеутерококком. Наряду с осочковыми синузиями здесь развиваются папоротниковая и широколистная синузии. Они располагаются на более освещенных участках. Доля их в сложении травяного покрова невелика.

На крутых склонах преимущественно южной экспозиции, на маломощных почвах в кедровниках с дубом в травяном ярусе развиваются синузии *Carex lanceolata*, осочно-мелкотравная, осочно-подмаренниковая (см. таблицу, №№ 11, 16).

Мелкотравный покров является наиболее обычным и характерным для кедровников горных склонов. Мелкотравные кедровники занимают склоны различной крутизны, преимущественно теневой экспозиции, с маломощными почвами (см. таблицу, №№ 13, 14). Сомкнутость древостоя 0.4—0.5, подлесок в большинстве случаев хорошо развит и состоит из дейции (*Deutzia amurensis* (Regel) Airy Shaw), чубушника, смородины. На маломощных обедненных почвах могут нормально развиваться только мелкотравные синузии, состоящие из *Oxalis acetosella*, *Mitella nuda*, *Waldsteinia ternata*, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola renifolia*.

Кедровник грабово-папоротниково-майниковый (см. таблицу, № 15), где майник сплошным ковром покрывает всю почву, является ярким примером господства одновидовой синузии, но обычно встречаются смешанные мелкотравные синузии. Незначительную площадь в этих фитоценозах занимают щитовниковая, осочковая, джефферсониевая синузии. Мелкотравный покров не препятствует хорошему возобновлению кедра, пихты цельнолистной и других древесных пород.

Кедр, являясь мощным эдификатором, создает специфическую среду, которая способствует формированию определенных синузий в травяном ярусе. В кедровниках это — джефферсониевая, хлорантовая, осочковая, широколистная и мелкотравная синузии. Эти синузии могут встречаться и в других формациях, что можно объяснить экологической пластичностью растительных организмов.

В заключение можно сделать следующие выводы.

Основными сопутствующими синузиями травяного яруса кедровников Уссурийского заповедника являются широколистная, осочковая, джефферсониевая, хлорантовая и мелкотравная.

Фитоценотическая роль сопутствующих синузий состоит в том, что они влияют на жизнь растений-эдификаторов, особенно на их молодое поколение (подрост). В типах кедровников с мелкотравным и осочковым покровом создаются благоприятные условия для развития подроста, а широколистный и крупнопапоротниковый травяной ярус значительно затрудняет его развитие, в результате чего подрост находится в угнетенном состоянии или вообще не развивается.

Приуроченность определенных синузий к кедровникам различных мест обитания свидетельствует о том, что травянистая растительность чутко реагирует на изменение экологических условий. На маломощных сухих почвах формируются мелкотравные, осочковые синузии, на более мощных почвах — широколистные синузии, на богатых и влажных почвах — крупнопапоротниковые.

ЛИТЕРАТУРА

В а с и л ь е в Я. Я. (1938). Лесные ассоциации Супутинского заповедника Горно-таежной станции. Тр. Горно-таеж. ст. ДВ ФАН СССР, 2. Владивосток. — И в а н о в а И. Т., Я р о ш е н к о П. Д., Б е р с т ю к о в а К. П. (1963). Микрофитоценозы некоторых сообществ хвойно-широколиственных лесов Приморья. Комаровские чтения, 11. Владивосток. — И в а ш к е в и ч Б. А. (1927). Типы лесов Приморья и их экономическое значение. В кн.: Производительные силы Дальнего Востока, 3. Хабаровск—Владивосток. — И л ь и н с к а я С. А. (1963). Изучение синузальной структуры лесных сообществ. В кн.: Типы лесов Сибири. М., Изд. АН СССР. — К о л е с н и к о в Б. П. (1956). Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л., Изд. АН СССР. — К р ы л о в А. Г. (1974). Жизненные формы лесных фито-

ценозов Приморья. Комаровские чтения, 22. Владивосток. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций М.; Л. Изд. АН СССР. — Норин Б. Н. (1979). Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л., Наука. — Норин Б. Н. (1980). Растительное сообщество как система. Бот. ж., 65, 4. — Пономаренко В. М., Таранков В. И. (1968). К характеристике пихтово-еловых лесов Южного Сихотэ-Алиня. В кн.: Биогеоценотические исследования в лесах Приморья. Л., Наука. — Соловьев К. П. (1957). Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаров. кн. изд. — Сукачев В. Н. (1934). Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л., Гос. изд. сельхоз. и колхозн.-кооп. лит. — Сукачев В. Н., Зонн С. В. (1961). Методические указания к изучению типов леса. М., Изд. АН СССР.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 30 III 1982.

УДК 581.526.3(235.23)(571.5)

М. Г. Азовский, В. Н. Паутова, Л. А. Ижболдина

К ФЛОРЕ ГИДРОФИТОВ ОЗЕРА БАЙКАЛ

M. G. AZOVSKY, V. N. PAUTOVA, L. A. IZHOLDINA. TO THE FLORA OF
HYDROPHYTES OF THE BAIKAL LAKE

На основании гербарных образцов и литературных данных приводится список высших водных растений-гидрофитов оз. Байкал с указанием степени их распространения по озеру. Для шести видов растений открытых побережий Байкала указываются максимальные глубины произрастания.

В настоящее время достаточно хорошо изучены водоросли оз. Байкал, а работ, посвященных его высшим водным растениям, крайне мало. До сих пор не составлен даже список гидрофитов — настоящих водных растений. В работе М. Г. Попова и В. В. Бусик «Конспект флоры побережий озера Байкал» (1966) довольно многие обычные водные растения не приводятся для Байкала, так как специальные исследования водной растительности Прибайкалья были начаты позднее.

При написании настоящей работы были использованы как литературные сведения (Тихомиров, 1927; Коновалов, 1930; Попов, Бусик, 1966; Бардунов, 1969; Паутова, 1973, 1974; Паутова, Галимулин, 1980; Гагарин, 1977; Иванова, 1978; «Флора Центральной Сибири», 1979; Азовский, 1981; Неронов, Майстренко, 1981), так и гербарий Лимнологического института СО АН СССР. Основной материал по водной растительности был собран в 1972—1973 гг. В. Н. Паутовой, использованы также сборы разных лет Г. Т. Граниной, П. К. Гагарина, М. Г. Азовского и Л. А. Ижболдиной. При просмотре гербария и литературы мы учитывали сведения о произрастании растений не только в сорах, заливах и бухтах оз. Байкал, но и устьях рек, впадающих в него.

Ниже мы приводим список гидрофитов Байкала с указанием степени их распространения по озеру, причем для видов, редких в Восточной Сибири, указываем также год сбора и фамилию коллектора.

Amblystegiaceae

1. *Hydroamblystegium tenax* (Hook. et Wils.) Loeske¹ — гидроамблистегий цепкий. Редко. Обнаружен в Чивыркуйском заливе — бухта Крохалиная.

2. *Leptodictyum riparium* (Juz.) Limpr. — лептодиктиум прибрежный. Редко. Отмечен на северном побережье Байкала — устье р. Кичеры.

3. *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. — скорпидиум скорпионовидный. Редко. Произрастает в Чивыркуйском заливе — бухта Крохалиная.

¹ Мхи определены Л. В. Бардуновым, за что авторы ему глубоко признательны. Латинские названия растений приведены по Бардунову (1969) и «Флоре Центральной Сибири» (1979).

4. *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. — фонтиналис противоогневой. Редко. Отмечен на северном побережье озера — устье р. Фролихи.

5. *F. nitida* Lindb. et Arn. — фонтиналис блестящий. Не часто. Указывается для юго-восточного побережья на Селенгинском мелководье (Бардунов, 1969). Нами отмечен изредка вдоль открытого побережья южной и юго-восточной частей Байкала, а также в Малом море. Иногда произрастает на весьма большой глубине.

Isoëtaceae

6. *Isoëtes echinospora* Durieu (*I. setacea* auct.) — полушник колючеспорый. Очень редко. Северное побережье Байкала — Верхнеангарский сор, 1972, 1973, В. Паутова; 1976, Г. Гранина (Иванова, 1978).

Sparganiaceae

7. *Sparganium gramineum* Georgi — ежеголовник злаковый. Довольно часто по озеру.

Potamogetonaceae

8. *Potamogeton alpinus* Balb. ssp. *tenuifolius* (Rafin.) Hult. — рдест альпийский тонколистный. Редко. Приводится для восточного побережья — устье р. Турки (Попов, Бусик, 1966).

9. *P. gramineus* L. — рдест злаковидный. Широко распространен в озере.

10. *P. compressus* L. (*P. zosterifolius* Schum.) — рдест сжатый. Обычен.

11. *P. friessii* Rupr. — рдест Фриса. Не часто.

12. *P. filiformis* Pers. — рдест нитевидный. Довольно редко. Указывается для Верхнеангарского сора (Иванова, 1978), бухты Песчаной на юго-западном побережье Байкала (Тихомиров, 1927), о. Ольхон — близ улуса Семисосны (Попов, Бусик, 1966).

13. *P. natans* L. — рдест плавающий. Редко. Северо-западное побережье — бухта Болсодей (Попов, Бусик, 1966) и Верхнеангарский сор.

14. *P. lucens* L. — рдест блестящий. Приводился многими исследователями для Байкала, но точного местонахождения никто не указывал. Обнаружен нами на восточном побережье — заливы Баргузинский, Чивыркуйский и в заливе Мухор.

15. *P. praelongus* Wulf. — рдест длиннейший. Не часто. На северо-западном побережье — бухта Болсодей и губа Болсодей (Попов, Бусик, 1966). Нами отмечен в Верхнеангарском соре и в заливе Сарма на Малом море.

16. *P. pectinatus* L. — рдест гребенчатый. Очень часто, как в закрытых от волнения местах, так и в открытых.

17. *P. perfoliatus* L. — рдест пронзеннолистный. Очень широко распространен по Байкалу. Встречается как в заливах, бухтах и сорах, так и вдоль открытых побережий Байкала.

18. *P. pusillus* L. — рдест маленький. Не часто. По северо-западному побережью — бухты Онокочанская, Богучанская, мыс Котельниковский (Попов, Бусик, 1966), восточному — заливы Чивыркуйский (Попов, Бусик, 1966) и Баргузинский, северному — устья рек Фролихи, Кичеры, Томпы.

19. *P. maackianus* A. Benn. — рдест Маака. Очень редко. Восточное побережье — Чивыркуйский залив, 1952, М. Попов; Малое море — залив Мухор, 1953, П. Новокшенов.

20. *P. vaginatus* Turcz. — рдест влагалищный. Довольно часто. Северо-западное побережье — мыс Покойники, бухта Богучанская (Попов, Бусик, 1966), западное побережье — бухта Анга, восточное побережье — заливы Чивыркуйский (Попов, Бусик, 1966) и Баргузинский, маломорское побережье — заливы Мухор, Курма.

21. *Zannichellia palustris* L. — заннихеллия болотная. Не часто. Северо-западное побережье — бухты Онокочанская, Сеногда, Богучанская губа (Попов, Бусик, 1966), восточное — заливы Баргузинский, Чивыркуйский, маломорское — залив Курма.

22. *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et W. L. Schmidt — наяда гибкая. Редко. Маломорское побережье — залив Мухор, 1953, П. Новокшенов, М. Бекман; 1973, П. Гагарин; северное — Верхнеангарский сор, 1973, В. Паутова; устье р. Кичеры, 1977, М. Азовский; восточное — Чивыркуйский залив, 1973, В. Паутова.

Alismataceae

23. *Sagittaria natans* Pall. — стрелолист плавающий. Попов и Бусик (1966) указывают для северного побережья — устье р. Верхней Ангары, северо-восточного — близ мыса Вулукан, восточного — устье р. Турки. Нами стрелолист плавающий отмечен также в бухтах Чивыркуйского залива и в Посольском соре.

Butomaceae

24. *Butomus umbellatus* L. — сусак зонтичный. Приводится для северо-западного побережья — бухта Богучанская и северо-восточного побережья — близ мыса Вулукан (Попов, Бусик, 1966). Нами водная форма сусака зонтичного обнаружена в заливах Чивыркуйский, Баргузинский, Мухор, Курма и в Посольском соре.

Hydrocharitaceae

25. *Elodea canadensis* Michx. — элодея канадская. На Байкале появилась недавно. По крайней мере Паутова при рекогносцировочном обследовании озера в 1972—1973 гг. элодею нигде не обнаружила. Впервые элодея была отмечена в Посольском соре и на Селенгинском мелководье (Неронов, Майстренко, 1981). В 1981 г. растение было обнаружено в Малом море — заливы Мухор, Сарма. По устному сообщению одного из сотрудников Лимнологического института, в 1978 г. элодею наблюдали в Чивыркуйском заливе близ пос. Курбулик, однако гербарных образцов из этого района видеть нам не приходилось.

Cyperaceae

26. *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. — болотница игольчатая. Не часто. Отмечен по северо-западному побережью — Богучанская губа, восточному — Чивыркуйский залив (бухта Крохалиная), а также в Малом море — залив Мухор.

Lemnaceae

27. *Lemna minor* L. — ряска маленькая. Редко. Указывается для северо-западного побережья — бухта Онокочанская (Попов, Бусик, 1966). У нас имеются сборы с Малого моря — залив Мухор.

28. *L. trisulca* L. — ряска тройчатая. Довольно часто. Встречается в закрытых от волнения местах, а также вдоль открытых побережий Байкала, иногда на значительной глубине.

Polygonaceae

29. *Polygonum amphibium* L. — горец земноводный. Не часто. Обнаружен по северному побережью — Верхнеангарский сор, восточному — Чивыркуйский залив (бухта Онкогонская), юго-восточному — Посольский сор, западному — бухта Анга, маломорскому — залив Мухор.

Nymphaeaceae

30. *Nymphaea tetragona* Georgi — кувшинка четырехугольная. Редко. Указывается для устья р. Верхней Ангары (Попов, Бусик, 1966). Нами обнаружена еще в Посольском соре.

31. *Nuphar pumila* (Timm.) DC. — кубышка малая. Редко. Приводится для Верхнеангарского сора (Иванова, 1978). Обнаружена нами в Чивыркуйском заливе — бухта Крохалиная.

Ceratophyllaceae

32. *Ceratophyllum demersum* L. — роголистник погруженный. Не часто. Отмечается в Чивыркуйском заливе (Попов, Бусик, 1966). Выявлен нами в Малом море — заливы Курма, Сарма и по западному побережью — Богучанская губа.

Ranunculaceae

33. *Ranunculus reptans* L. — лютик простертый. Не часто. Произрастает на северном побережье — устье р. Кичеры, северо-западном — Богучанская губа, восточном — Чивыркуйский залив (бухта Крохалиная), юго-восточном — Посольский сор.

34. *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach (*B. foeniculaceum* (Gilib.) V. Krecz.) — шелковник завитой. Часто. По всему озеру.

35. *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch (*B. eradicatum* (Laest.) Fries, *B. kaufmannii* (Clerc) V. Krecz.) — шелковник волосистolistный. Широко распространен в Байкале. Отмечается в бухтах, заливах, сорах и вдоль открытых бережий Байкала.

Brassicaceae

36. *Subularia aquatica* L. — шильник водяной. Очень редко. Собран на северо-западном побережье — мыс Мужинай, 1955, Л. Малышев.

Crassulaceae

37. *Tillaea aquatica* L. — тиллея водная. Очень редко. Найден на северо-западном побережье — бухта Малая Коса, 1967 и в северной части озера — устье р. Кичеры, 1980, 1981, М. Азовский.

Callitrichaceae

38. *Callitriche hermaphroditica* L. (*C. autumnalis* L.) — болотник обоепо́лый. Не часто. Отмечается в устье р. Верхней Ангары (Попов, Бусик, 1966) и Верхнеангарском соре (Иванова, 1978). Нами собран по восточному побережью — заливы Чивыркуйский, Баргузинский, в Малом море — заливы Мухор, Сарма.

39. *C. palustris* L. (*C. verna* L.). — болотник обыкновенный. Не часто. Указывается для северо-восточного побережья — бухта Фролиха (Попов, Бусик, 1966) и устье р. Томпы. Отмечен также в Верхнеангарском соре, заливы Чивыркуйский и Мухор.

Elatinaceae

40. *Elatine hydropiper* L. — повойничек водноперечный. Редко. Попов и Бусик (1966) указывают для юго-западного побережья — устье р. Голоустной и северо-восточного побережья — устье р. Кудалды. Кроме того, растение собрано нами в устье р. Кичеры. Следует отметить, что первые два местонахождения во «Флоре Центральной Сибири» (1979) не указываются.

Haloragaceae

41. *Myriophyllum spicatum* L. — уруть колосистая. Широко распространена по озеру.

42. *M. verticillatum* L. — уруть мутовчатая. Не часто. Приводится для устья р. Верхней Ангары (Попов, Бусик, 1966), по берегам заливов Малого моря и о. Ольхон (Попов, Бусик, 1966), юго-восточному побережью — залив Провал (Коновалов, 1930). Нами собран в устье р. Кичеры.

Hippuridaceae

43. *Hippuris vulgaris* L. — Хвостник обыкновенный. Отмечается для юго-западного побережья — устье р. Голоустной (Попов, Бусик, 1966), юго-восточного — залив Провал (Коновалов, 1930), маломорского: о. Ольхон — улус Семисосны (Тихомиров, 1927), северо-восточного — устье р. Баргузин (Попов, Бусик, 1966).

44. *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze — болотноцветник щитовидный. Редко. Указывается для устьев рек Верхней Ангары и Баргузина (Попов, Бусик, 1966). Нами собран в Верхнеангарском соре и устье р. Кичеры.

Lentibulariaceae

45. *Utricularia intermedia* Hayne — пузырчатка средняя. Редко. Приводится для северо-западного побережья — устье р. Верхней Ангары и восточного — устье р. Большой Чивыркуй (Попов, Бусик, 1966).

46. *U. minor* L. — пузырчатка малая. Редко. Указывается для северо-западного побережья — мыс Котельниковский (Попов, Бусик, 1966).

47. *U. vulgaris* L. — пузырчатка обыкновенная. Не часто. Отмечается для северного побережья — устье р. Верхней Ангары, северо-западного — бухта Богучанская, юго-восточного — мыс Мангутайский, устье р. Паньковки (Попов, Бусик, 1966).

Одной из особенностей водной флоры Байкала является слабое распространение водных мхов как в открытом побережье озера, где они преимущественно приурочены к участкам против устья рек, так и в заливах. Следует отметить, что в открытом побережье Байкала из мхов произрастает только один вид — *Fontinalis nitida*, а всего для участков озера, подверженных волнению, характерно шесть видов растений. Кроме вышеуказанного мха, это *Batrachium trichophyllum*, *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Lemna trisulca*, *Myriophyllum spicatum*.

Весьма интересны цифры, указывающие максимальную глубину произрастания этих растений. Так, по данным одного из авторов, рдест пронзеннолистный отмечен на глубине до 7 м, уруть колосистая — до 11 м, шелковник волосистостлистный и рдест гребенчатый — до 15 м, ряска тройчатая встречается в толще воды до 30 м, причем о находке последнего вида на такой глубине нельзя говорить как о случайной, так как ряска отмечена и на 15, 20 и 25 м. Однако в Байкале есть растение, которое встречается на еще большей глубине, чем ряска. Это водный мох — *Fontinalis nitida*. Несколько раз поднимали его дночерпателем с 50-метровой глубины.

Попов и Бусик (1966) в своей сводке приводят для Байкала 32 вида цветковых растений. По нашим данным, в озере зарегистрировано 47 видов растений-гидрофитов, из которых мхов — 5, споровых сосудистых — 1 и цветковых растений — 41 вид, что, конечно, не исчерпывает всего разнообразия флоры, свойственной Байкалу. Все отмеченные в озере гидрофиты относятся к 23 семействам, из которых по видовому разнообразию особенно выделяется сем. *Potamogetonaceae* — 14 видов.

По эколого-биологическим формам гидрофиты Байкала распределяются следующим образом: погруженных укореняющихся растений — 33, погруженных укореняющихся растений с плавающими листьями — 8, неукореняющихся плавающих в толще воды — 5 и неукореняющихся плавающих на поверхности воды — 1 вид.

В оз. Байкал наиболее распространены следующие виды: *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Batrachium trichophyllum*, *Myriophyllum spicatum*.

Редкими видами для озера являются водные мхи, *Isoetes echinospora**, *Potamogeton alpinus* ssp. *tenuifolius*, *P. natans*, *P. maackianus**, *Najas flexilis**, *Nymphaea tetragona*, *Nuphar pumila*, *Nymphoides peltata*, *Tillaea aquatica**, *Elatine hydropiper**, *Subularia aquatica**, *Utricularia minor*, *U. intermedia*, *Lemna minor*, причем виды, отмеченные звездочкой, редки не только для Байкала, но и для Восточной Сибири; большинство из них занесено в «Красную книгу» Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

А з о в с к и й М. Г. (1981). Находки редких для Восточной Сибири прибрежно-водных и водных растений по трассе Байкало-Амурской магистрали. Бот. ж., 66, 8. — Б а р д у н о в Л. В. (1969). Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л., Наука. — Г а г а р и н П. К. (1977). Водная растительность прибрежных участков. В кн.: Лимнология

прибрежно-соровой зоны Байкала. Новосибирск, Наука. — И в а н о в а М. М. (1978). Флора Верхнеангарской долины. В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск, Наука. — К о н о в а л о в Н. А. (1930). Очерк растительности дельты р. Селенги. Тр. Комиссии по изучению оз. Байкал, 3. — Н е р о н о в Ю. В., М а й с т р е н к о С. Г. (1981). К проблеме «Элодея канадская в озере Байкал». В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. (Тез. докл. к V Всес. лимнолог. совещ., 2—4 сентября 1981, Лиственничное на Байкале), 1. Иркутск. — П а у т о в а В. Н. (1973). Высшая водная растительность на мелководьях озера Байкал. В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. (Тез. докл. к III Всес. лимнолог. совещ., 2—8 сентября 1973, Лиственничное на Байкале), 1. — П а у т о в а В. Н. (1974). Высшая водная растительность оз. Байкал. В кн.: Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск. — П а у т о в а В. Н., Г а л и м у л и н М. Г. (1980). О находках редких для Восточной Сибири водных растений. Бот. ж., 65, 7. — П о п о в М. Г., Б у с и к В. В. (1966). Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л., Наука. — Т и х о м и р о в Н. К. (1927). Флора острова Ольхон на Байкале. Тр. Комиссии по изучению оз. Байкал, 3. — Ф л о р а Центральной Сибири. (1979). 1—2. Новосибирск, Наука.

Лимнологический институт СО АН СССР,
пос. Лиственничное Иркутской обл.,
Иркутский государственный университет.

Получено 14 VII 1982.

УДК 582.912.4 : 581.143.5

Г. В. Тяк

РЕГЕНЕРАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ ПОБЕГОВ *OXYCOCCUS PALUSTRIS* (ERICACEAE)

G. V. TIAK. REGENERATIVE ABILITY IN THE SHOOTS OF *OXYCOCCUS PALUSTRIS* (ERICACEAE)

Приводятся данные по регенерации поврежденных и развитию пролептических побегов, возникающих вследствие повреждения верхушки годичного побега *Oxycoccus palustris*. Установлены сроки, когда повреждения побегов не влияют на урожайность растения, и сроки, в которые повреждения сказываются отрицательно.

В настоящее время исследованию дикорастущих ягодников уделяется большое внимание. Особый интерес вызывает побегообразование у *Oxycoccus palustris* Pers., от которого зависят развитие куста, его плодоношение и в конечном итоге — урожайность. При наблюдении за клюквой болотной в течение вегетационного периода отмечены повреждения верхушек растущих побегов различными факторами (поздние весенние заморозки, насекомые-вредители, животные и др.). У поврежденных побегов в 1970—1980 гг. под верхушкой побега возникали пролептические побеги. Развитие поврежденных и пролептических побегов описано ранее (Тяк, 1982). В данной статье показано влияние сроков повреждения побегов на их регенерационную способность в течение того же вегетационного периода, что непосредственно связано с плодоношением растения. С этой целью на естественных ягодниках (болото Жирятинское Судиславского р-на Костромской обл.) были отобраны прямостоячие (ортотропные) и стелющиеся (плагиотропные) побеги, подвергавшиеся декапитации. Повреждение побегов в ранние сроки (май) приводило к их гибели, поэтому изучали побеги, поврежденные главным образом насекомыми в более поздние сроки. Также в опыт не включали побеги, поврежденные в августе—сентябре, так как в это время заканчивается рост побегов и их структура сохраняется без особых изменений до весны будущего года.

Методика

Декапитацию побегов проводили в период массового цветения и формирования плодов, т. е. в следующие сроки: 22 июня, 10, 16 и 25 июля (по 10 побегов в каждый срок). Одновременно вели наблюдения над 50 контрольными побегами, из которых 22 в течение опыта также были повреждены насекомыми. Во время вегетационного периода опытные побеги раз в неделю подробно описывали:

отмечали начало роста пролептических побегов, скорость их роста, время заложения репродуктивных почек. Осенью (октябрь) часть побегов срезали, заморозили и зарисовывали. Почки, заложившиеся на побегах, исследовали под микроскопом МБС-9. Из поврежденных в 1980 г. побегов в 1981 г. были изучены 20 штук.

Результаты исследования

Развитие пролептических побегов, образовавшихся в 1980 г., не отличалось от развития контрольных. Набухание репродуктивных почек пролептических побегов отмечено во 2-й декаде мая; в конце мая развился репродуктивный побег, несущий цветочные бутоны. Начало цветения зарегистрировано в середине, а массовое — в конце 2-й декады июня. Рост вегетативных побегов наблюдался в начале 3-й декады мая. К концу вегетационного периода на репродуктивных побегах образовались 1—3 плода.

В 1980 г. имели место случаи, когда при повреждении пролептического побега формировался новый пролептический побег 2-го порядка, на котором также закладывалась репродуктивная почка, нормально развивающаяся в весенний период 1981 г.

При повреждении растущего побега 22 IV 1981 боковая почка под удаленной верхушкой трогалась в рост в период с 2 по 10 июля и из нее вырастал пролептический побег длиной 5.3—23.5 см; несущий от 7 до 23 листьев. В конце июля пролептические побеги заканчивали видимый рост и начиналось формирование верхушечных репродуктивных почек. 31 июля у отдельных побегов было отмечено вторичное повреждение верхушечной почки. В этом случае вместо пролептического побега 2-го порядка под поврежденной верхушкой в пазухе верхнего листа формировалась репродуктивная почка (см. таблицу).

Развитие годичных побегов *Olyceus palustris*, поврежденных в разные сроки в 1981 г.

Дата повреждения	Дата набухания почки под поврежденной верхушкой	Формирование пролептического побега		Длина пролептического побега, см	Дата формирования репродуктивной почки	Число цветков в репродуктивной почке (заложившихся/сформированных)
		начало роста	окончание роста			
22 июня	2 июля	10 июля	25 июля	5.3—23.5	25 июля	5—8/3—6
10 июля	21 июля	Побеги не формировались		—	21 июля	5/3
16 июля	8 августа	То же		—	8 августа	4—6/2—4
25 июля	10 августа	15 августа	25 августа	2.3—3.7	10 августа	3/1

10 июля были повреждены прямостоячие побеги, приступившие к формированию репродуктивных почек. В этом случае пролептические побеги не возникали, а в пазухах листьев под удаленной верхушечной почкой в конце июля — начале августа закладывались новые репродуктивные почки.

16 июля повреждались прямостоячие и стелющиеся побеги. У побегов обоих типов 8 августа отмечены увеличение размера пазушных почек, расположенных вблизи верхушки побега, и интенсификация антоциановой окраски их, что является характерным признаком формирования репродуктивной почки. Кроме того, у прямостоячих побегов 20 августа наблюдали появление второй репродуктивной почки в пазухе нижерасположенного листа.

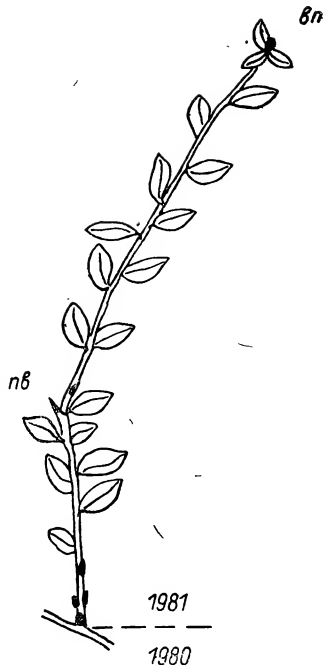
25 июля операции подвергались стелющиеся побеги длиной 20—30 см, несущие до 30 листьев, у которых также заложились репродуктивные почки. Некоторые из этих побегов образовали по одному пролептическому побегу.

Анализ репродуктивных почек исследованных побегов в конце вегетации показал, что в них заложилось до 8 цветков, из которых полностью сформированы 1—5, тогда как остальные находились на разных стадиях развития. Наибольшее число сформированных цветков (3—5) наблюдали в почках на побегах, поврежденных 22 июня. При более позднем повреждении дифференцировались 1—3 цветка. При повреждении побегов 25 июля цветки были в начальной стадии дифференциации или в виде меристематических бугорков.

Для сравнения с репродуктивными почками поврежденных побегов в эти же сроки были проанализированы почки неповрежденных побегов. Оказалось, что число цветков, их размер и степень дифференцированности на разных побегах варьировали в тех же пределах, как и на побегах, поврежденных в разные сроки. Это можно объяснить тем, что побеги трогаются в рост в разное время и это влияет на их дальнейшее развитие и строение (Тяк, 1982).

Обсуждение и выводы

Полный цикл морфогенеза годичного побега *Oxycoccus palustris* охватывает период около 13 месяцев и протекает в течение двух вегетационных сезонов. Заложение почек возобновления происходит в июле—августе в ходе внепочечного роста материнского побега. К осени вегетативный побег в почке представлен осью с низовыми листьями. В таком



Пролептический побег *Oxycoccus palustris*.

пв — поврежденная верхушка пролептического побега, 8n — верхушечная почка пролептического побега 2-го порядка.

состоянии почка зимует. На следующий год в мае почка трогается в рост. Помимо описанных побегов, у клюквы болотной имеют место случаи, когда заложившиеся почки трогаются в рост в год закладки (Тяк, 1982). Это явление наблюдается у клюквы болотной при повреждении верхушки годичных побегов. Одна—две почки, находящиеся у поврежденной верхушки, трогаются в рост, образуя пролептические побеги (Späth, 1942; Федоров и др., 1962), на которых закладывается терминальная репродуктивная или вегетативная почка (см. рисунок).

Образование пролептических побегов, равно как ивановых и силлептических, у различных растений упоминали в работах ряд авторов (Серебряков, 1952; Соколов, Артюшенко, 1957; Грудзинская, 1960). При этом отмечалось, что формирование этих побегов, выражающееся в образовании дополнительных колец в древесине и имитирующих годичные (Артюшенко, 1952), отражается на их анатомической структуре. Поскольку у клюквы болотной годичные кольца не выражены (Розанова, 1934; Беляев, 1938; Печорина, Мозгова, 1980), делались попытки определить возраст особи по ветвлению, подсчитывая годичные приросты (Туманова, 1977). Но, как видно из приведенных данных, образование у клюквы болотной пролептических побегов вносит существенные коррективы в определение возраста таким способом.

Наблюдения за поведением годичных побегов клюквы болотной в 1979—1981 гг. при их повреждении в разные сроки показали, что:

а) наиболее вредное действие на побеги оказывают повреждения, наносимые в самом начале роста годичного побега (в мае);

б) при более позднем повреждении (вторая половина июля) репродуктивные почки закладываются только у верхушки поврежденного побега и цветки в них дифференцированы слабо, лишь один, редко два из них полностью сформированы и образуют плоды. Пролептические побеги закладываются редко и, как правило, несут на верхушке вегетативную почку. Естественно, это приводит к снижению урожая;

в) в тех случаях, когда побеги повреждались в 1—2-й декадах июня, формировались пролептические побеги, которые нормально развивались и несли полноценные репродуктивные почки. По-видимому, в этот период условия для формирования и быстрого роста пролептических побегов и развития полноценных репродуктивных почек наиболее благоприятны.

А р т ю ш е н к о З. Т. (1952). Взаимодействие точки роста и деятельности камбия у иберийского дуба (*Quercus iberica* Stev.). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 6. — Б е л я е в И. М. (1938). Клюква обыкновенная. Зап. Лен. плод.-овощ. инст., 3. Л., ЛПОИ. — Г р у д з и н с к а я И. А. (1960). Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. Бот. ж., 45, 7. — П е ч о р и н а А. И., М о з г о в а Т. В. (1980). Некоторые данные анатомо-морфологического строения клюквы болотной. В кн.: Дикорастущие ягодные растения СССР. Петрозаводск, Карел. фил. АН СССР. — Р о з а н о в а М. А. (1934). Обзор литературы по родам *Vaccinium* L. (брусника, черника и голубика) и *Oxycoccus* (Tourn) Hill (клюква). Тр. по прикл. бот. и сел., сер. 8, 2. — С е р е б р я к о в И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. М., Сов. наука. — С о к о л о в С. Я., А р т ю ш е н к о З. Т. (1957). Ивановы побеги у сосны. Бот. ж., 42, 5. — Т у м а н о в а Л. И. (1977). К биологии клюквы болотной. В кн.: Клюква (Материалы к научно-производственному совещанию. Тракай, 20—21 сентября). Вильнюс, Пярале. — Т я к Г. В. (1982). Развитие побегов *Oxycoccus palustris* Pers. Бот. ж., 67, 12. — Ф е д о р о в Ал. А., К и р п и ч н и к о в М. Э., А р т ю ш е н к о З. Т. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. Л., Наука. — S r ä t h Н. (1912). Der Johannistrieb. Berlin.

Лесная опытная станция,
Кострома.

Получено 25 VIII 1982.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561/.9

П. И. Дорофеев

ДВА НОВЫХ ВИДА *LIRIODENDRON* ИЗ ТРЕТИЧНЫХ
ОТЛОЖЕНИЙ СССРP. I. DOROFEEV. TWO NEW SPECIES OF *LIRIODENDRON* FROM THE TERTIARY BEDS
OF THE USSR

По семенам описываются два вида рода *Liriodendron* — *L. manykinii* из олигоцена Белоруссии и *L. kryshstofovichii* из среднего миоцена Томской обл. Дан обзор палеоботанической литературы по этому роду и кратко воспроизводится его геологическая история.

В современной флоре род *Liriodendron* содержит два вида. Это листопадные деревья, обитающие в долинных или горных лесах. *L. tulipifera* L. распространен в восточной части Северной Америки от юга Канады до Флориды, *L. chinense* (Hemsl.) Sarg. — в Центральном Китае (Хубэй, Цзянси) и во Вьетнаме.

Морфологию, систематику, географию и историю рода *Liriodendron* впервые изучал К. К. Шапаренко (1937). В этой работе сведены и критически пересмотрены все имевшиеся на то время палеоботанические данные, преимущественно отпечатки листьев. В результате Шапаренко приводит 9 вымерших видов. Из них 7 видов из мела Северной Америки и два вида — из Европы (из миоцена Италии *L. procaccinii* Ung., из нижнего плиоцена Ревера в Западной Германии *L. apterum* C. et E. Reid). В синонимы к *L. procaccinii* Шапаренко ставит эоценовый *L. islandicum* Sap. и миоценовый японский *L. honsyaense* Endo. К *L. procaccinii* Шапаренко также относит отпечатки листьев из миоцена Крынки в Ростовской обл. и из неогена Чингистая на Бухтарме в Восточном Казахстане. Тот же *L. procaccinii* приводит Шапаренко и для мела Северной Америки. Наиболее пышное развитие рода *Liriodendron* в Северной Америке приходится, по Шапаренко, на верхний мел, откуда известно наибольшее число видов из многих местонахождений, в основном из средних широт от Нью-Джерси до Техаса. Но в начале третичного периода род *Liriodendron* внезапно там исчезает и, как показывает Шапаренко, смещает свой ареал к северу по причине начавшегося повсеместно в эоцене потепления, местами и иссушения, что обусловило продвижение на север тропической флоры, потеснившей в свою очередь к северу теплоумеренную флору с наиболее оптимальными для этого рода условиями обитания. В начале же третичного периода, по Шапаренко, американские представители *L. procaccinii* смещают свой ареал к востоку и переселяются в Европу (Европа и Америка в то время были сближены). Вполне естественно Шапаренко сомневается: был ли это один вид *L. procaccinii*, возникший в мелу Северной Америки, переселившийся оттуда в эоцене в Европу, распространившийся затем от Европы до Японии и развивавшийся на такой огромной территории от эоцена до плиоцена? Тем не менее он полагает, что хотя ископаемые листья показывают значительную изменчивость, но все их формы укладываются в пределы изменчивости листьев у современных видов, следовательно, это один вид. После длительного перерыва, приходящегося на олигоцен, миоцен и плиоцен, когда в средних широтах Северной Америки остатки *Liriodendron* отсутствовали, они снова там появляются в четвертичных отложениях. Более естественно предположить, что современный *L. tulipifera* сформировался именно на основе этих местных представителей рода. Но Шапаренко выводит его из Западной Европы, где, по его мнению, было раннеплиоценовое убежище с более близкими предшественниками современного североамериканского вида.

В краткой сводке данных об ископаемых остатках *Liriodendron* (Тахтаджян, Самойлович, 1963) наиболее интересны свидетельства палинологов о находке пыльцы этого рода в отложениях нижнего мела Восточного Казахстана, в мелу Южного Урала и в верхнем мелу Приморья. В отложениях олигоцена пыльца *Liriodendron* известна в Воронежской обл., на Нижнем Дону, в Казахстане и Приморье, а в миоцене — в Закарпатье, на Кавказе, в Приморье и на Сахалине. Этими данными схема развития рода, предложенная Шапаренко, опровергается.

В последней сводке об отпечатках листьев *Liriodendron* с территории СССР (Имханицкая, 1974) приводится только один вид *L. procaccinii* для нижнего-среднего миоцена Западной Сибири, миоцена Ростовской обл.; а отпечатки из неогена Бухтармы и миоценовые из Молдавии описаны только под родовым названием. Отпечатки же из мела Западной Сибири, относившиеся к *Liriodendron*, признаны сомнительными и недостоверными.

Плоды *Liriodendron* своеобразны. Они собраны в сережко- или шишковидные соплодия, сидят на узкоконическом стержне (разросшееся цветоложе) под прямым углом, у каждого длинное, плоское, деревянистое крыло, отогнутое вверх параллельно стержню. Плоды не раскрываются по шву, а нерегулярно разрываются или сгнивают на почве, освобождая семена при прорастании. В каждом плоде по два семени, соединенных в пары брюшными сторонами, в таком виде они нередко встречаются и в ископаемом состоянии. Семена в контуре эллиптические или обратнойцевидные, прямые или согнутые, брюшная их сторона выпуклая с продольной ложбинкой для проводящего пучка (фуникулус, как у магнолий), спинка более плоская. Верхушка семян обособлена в короткую, но широкую микропилярную трубку, отогнутую в сторону или к брюшке, у современных семян трубка короче, иногда это только отверстие, окруженное чуть припухлым валиком. Основание семян сужено в узкую, также трубчатую ножку. Поверхность семян покрыта мелкими, неправильно-округлыми, булавовидными или грибовидными бугорками, располагающимися более или менее регулярными рядами на спинке и главным образом без особого порядка на брюшке. Кожура не очень толстая, двуслойная. Верхний слой образован каменными клетками квадратной, прямоугольной или неправильно-многоугольной формы, стенки их сильно утолщены иногда до полного закрытия полостей, обильно пронизаны порами в основном извилистых направлений. Первичные оболочки клеток у ископаемых семян обычно растворяются, поэтому контуры клеток на срезах всегда неясные, но прослеживаются по контурам хорошо сохраняющихся вторичных оболочек. Нижний слой кожуры образован 2—3 рядами продолговато-овальных клеток с сильно утолщенными стенками, вторично при фоссилизации сильно сплюснутых, обычно разрушенных и легко отстающих от клеток верхнего ряда.

Ископаемые плоды *Liriodendron* известны только из плиоцена. В общем плане строения они сходны с современными. Но из нижнего плиоцена Ревера (Западная Германия) описаны соплодия *L. apterum* C. et E. Reid (1915, p. 93, pl. 8, 6, 7), плоды которых бескрылые. Два плода из нижнего плиоцена Кросценко в Польше (Szafer, 1947, p. 91, pl. 8, 5, 6) имеют короткие и суженные к верхушке крылья. Несколько мельковаты и плоды из нижнего плиоцена Нидеррада в Западной Германии (Mädler, 1939, S. 93, Taf. 8, 13, 14). Как видно, даже плоды из немногих коллекций показывают их отличия от современных. Плоды из более глубоких слоев должны отличаться от современных еще более.

Гораздо чаще в ископаемом состоянии встречаются отдельные семена *Liriodendron*. Нужно иметь в виду, что изменчивость семян у этого рода очень большая. Сильно варьируют величина, общая форма, скульптура поверхности, спермодерма. Даже в одном соплодии современных видов неодинаковые семена. Еще более разнообразны ископаемые семена, попавшие в место захоронения с разных деревьев, обитавших в разных местах. У каждого вида есть типичные и менее типичные семена. Часть семян одного вида в близком облике повторяется у другого. В некоторых коллекциях представлено более одного вида. Систематика рода по семенам почти не разработана и очень трудна, но недоразумений с родовым определением ископаемых семян все же не было.

Несмотря на то что ископаемые семена собраны уже из многих мест и разных отложений, полных и хороших коллекций еще мало, заметить особенности каж-

дой трудно. Этим объясняется, что в большей части старых работ ископаемые семена относили к современному *L. tulipifera*. Пытаясь как-то разобраться в коллекциях семян из Ревера, Нидеррада и Кросценко, F. Kirchheimer (1957, S.216, 231—233, Abb. 446, 447) отнес все их к *L. geminatum* Kirchh. Тип вида он не указал, хотя в его работе изображены лишь семена из Ревера. Но из Ревера описан по соплодиям *L. apterum*, очевидно, и семена этой коллекции нужно относить к тому же виду. Позднее под названием *L. geminatum* приводились все семена из миоцена и плиоцена Европы, частично и с территории СССР.

Наблюдения за ископаемыми семенами *Liriodendron* продолжались, и уже П. А. Никитин, описывая семена из олигоцена Лагерного Сада в Томске, заметил их отличия от современных и описал разновидность *L. tulipifera* L. var. *regulare* Nikit. (Никитин, 1965, стр. 73, табл. 11, 1). В сводке «Ископаемые цветковые растения СССР» (т. 1 Дорофеев, 1974) для олигоцена СССР приводятся три вида: *L. balticum* Dorof. (Отрадное Калининградской обл.), *L. uralense* Dorof. (Новый Лог Свердловской обл.) и *L. regulare* (Nikit.) Dorof. (Томская обл.). Кроме морфологии, в этой сводке учитывается и анатомия кожуры семян.

Новые, в основном палинологические и палеокарпологические данные несколько дополнили наши знания о прошлом рода *Liriodendron*, но их еще мало. Совсем нет семян или плодов из мела и раннетретичных отложений, а палинологические данные должным образом еще не обработаны. Поэтому самое главное в истории рода осталось невыясненным: где и когда появился этот род, каковы исходные для него формы, как развивался род на обширной территории Северной Голарктики, как шел процесс вымирания рода на большей части прежней территории и причины его, когда и от каких вымерших видов отделились современные виды, сохранившиеся в Китае и Северной Америке? Но и о других родах самых различных групп растений, будь то ныне живущие или бесследно исчезнувшие, мы не можем сказать больше, чем о *Liriodendron*, а об очень многих — и того меньше.

В самом общем виде историю рода *Liriodendron* можно представить в следующем виде. Если достоверны определения отпечатков листьев и пыльцы, то род *Liriodendron* появился в мелу и был в это время широко распространен в средних широтах Северной Америки и Евразии. Более же вероятно, что меловые остатки принадлежат каким-то в разной степени близким предшественникам рода. Раннемеловое время и даже конец его (апт, альб), когда появляются первые покрытосемянные, с трудом различаемые с современными, а зачастую и вовсе неопределимые до семейства, — это еще настоящий мезозой, и едва ли в этом мезозойском окружении был настоящий *Liriodendron*. Но и позднемеловое время, которое нередко представляется царством покрытосемянных, в действительности характеризуется массой равно- и разноспоровых папоротников и плаунообразных, разнообразными голосемянными и архаичными хвойными, у которых едва проявляются черты современных родов. Настоящих покрытосемянных в верхнемеловых флорах больше, чем в нижнем мелу, облик их ближе к современным, поэтому в списках нередко названия современных родов, но до господства их в растительном покрове еще далеко. Большая часть покрытосемянных из верхнего мела сближается с современными очень условно, часто по внешнему сходству, иногда лишь из боязни потерять нить, связующую вымерших предшественников с какими-то на них похожими современными. Границы между современными родами и их предшественниками расплывчаты, и провести их трудно. Предковые формы современных родов уже известны во многих семействах цветковых (*Magnoliaceae*, *Sabombaceae*, *Nymphaeaceae*, *Betulaceae*) даже в третичных флорах. Отделив от себя производные формы, они затем жили долго, сосуществуя с вполне современными родами — у *Brasenia* — до олигоцена, у *Magnolia* и *Betula* — до миоцена, у нимфейных — до конца плиоцена. Подобные и еще более далекие предки современных родов в меловых флорах составляли ее основу среди цветковых. К сожалению, самые ранние покрытосемянные из нижнего мела и покрытосемянные из нижней части верхнего мела изучали по морфологии отпечатков листьев, а истинную их природу можно установить только по анатомии. Лишь в конце верхнего мела появляются современные, а иногда и в это время только близкие к современным роды хвойных

и цветковых. Вот в это время реально можно ожидать появления вполне современного рода *Liriodendron*.

Из палеоцена Евразии сведений о *Liriodendron* нет. Из эоцена Англии и Исландии известны только отпечатки листьев *L. procaccinii* — удивительного вида, по Шапаренко, возникшего в мелу Северной Америки, в раннем палеогене проникшего в Европу и оттуда расселившегося к миоцену до Японии. Наличие такого долговременного и широко распространенного вида мало вероятно потому, что флоры этой территории в разное время были резко различными не только по составу, но и по общему типу: характерный мезофит в мелу Северной Америки, почти тропическая флора индо-малайского типа в эоцене Англии и теплоумеренная в миоцене Европы и Азии, причем не одинаковая повсюду, а с местными особенностями. Несмотря на почти полное отсутствие сведений об этом роде из раннего палеогена, вполне допустимо, что именно к этому времени род *Liriodendron* окончательно оформился и процветал в зоне теплоумеренной флоры, простиравшейся в Евразии до арктических островов.

С олигоцена известны семена *Liriodendron* (Западная Сибирь, Урал, Прибалтика, Белоруссия). На гораздо меньшей территории, чем у явно сборного *L. procaccinii*, и в течение более короткого времени было 4 хорошо различающихся по семенам вида. Внешне семена из олигоцена Прибалтики и Белоруссии резко отличаются от современных небольшой величиной. Семена уральского и западно-сибирского видов крупнее и в этом отношении ближе к современным хотя среди типичных крупных семян *L. regulare* встречаются мелкие (см. Дорофеев, 1974, табл. 91, 4, 5), скорее относящиеся к особому виду, близкому к олигоценным европейским. Анатомически прибалтийский и белорусский виды своеобразны, но ближе к *L. tulipifera*. В общей форме семян у уральского вида больше черт от *L. tulipifera*, по анатомии же кожуры он более сходен с *L. chinense*. Западно-сибирский вид по внешнему виду семян и анатомически ближе к *L. chinense*. В отличие от современных семена олигоценных видов сильнее изогнуты в оси, с более оформленной (длинной) микропилярной трубкой и резкой скульптурой поверхности. У современных видов больше прямых семян, короче или совсем отсутствует микропилярная трубка, бугорки поверхности мельче и более редки.

Отметим, что в развитии рода на территории Евразии уже в олигоцене намечаются две ветви, тяготеющие к современным видам: у западно-сибирского больше черт от *L. chinense*, у европейских лишь в анатомии кожуры намечаются признаки американского *L. tulipifera*, а уральский вид совмещает черты обоих современных. Но это только начало дифференциации, более тесное сближение ископаемых видов с современными начнется позднее, причем с китайским видом на территории где-то южнее и, по-видимому, на востоке Азии, североамериканский вид скорее отошел от американских же представителей рода.

В отложениях миоцена семена *Liriodendron* известны из многих мест: низовье Амура, несколько разновозрастных точек в Западной Сибири, Урал, Тамбовская обл., Белоруссия, Закарпатье, Польша, ГДР, а отпечатки листьев — из Италии, Швейцарии, СССР (Ростовская обл.), Японии. Все это свидетельствует о широком распространении рода и о благоприятных для него условиях существования. Но коллекции небольшие. Описываемый ниже *L. kryshtofovichii* из среднего миоцена Томской обл. еще сохраняет какие-то черты олигоценного *L. regulare*. Семена из нижнего миоцена Белоруссии и среднего миоцена Тамбовской обл. мелковаты и во многом еще близки к олигоценным европейским, но своеобразны и относятся к особым видам европейского типа. Семена же из верхнего миоцена Омской обл., а также из мзотиса Одессы и паннона (миоцен) Закарпатья (см. их изображение: Дорофеев, 1974, табл. 92, 6—11) крупные, слабо скульптурированные и в целом далеки от более древних сибирских и совсем не похожи на олигоценные и ранне-среднемиоценовые европейские. Это какая-то группа позднемиоценовых европейско-сибирских видов, которыми еще предстоит заняться, предварительно собрав лучшие коллекции. Близкие к верхнемиоценовым европейско-сибирским семена были описаны из нижнего плиоцена Кросценко в Польше. В более поздних отложениях Сибири и Европы подобные семена уже не встречаются.

Бескрылые плоды *L. apterum* из нижнего плиоцена Ревера — единственные в своем роде. Но в той же коллекции из Ревера есть и нормально крылатые

плоды. Семена из Ревера также неодинаковы. Часть сравнительно небольших с резкой скульптурой поверхности семян, приведенных в работе С. и Е. Reid (1915), ближе к олигоценовым европейским. Другая же часть более крупных, в контуре обратнотягивидных или овальных семян с почти отсутствующей микропилярной трубкой и слабой скульптурой поверхности, которые привел в своей работе Kirchheimer (1957) под названием *L. geminatum*, относятся к особому виду более молодой группы. Близкие к последним семена имеются также и в коллекции из среднего миоцена Киреевского Томской обл., откуда описывается *L. kryshstofovichii* (см. ниже). Возможно, в киреевской коллекции, как и в реверской, представлены два вида, но виды обеих коллекций своеобразны и в каждой — особые.

В коллекциях из нижнего плиоцена Белоруссии и среднего плиоцена Литвы единичные семена. Они мелкозаты и относятся к европейской группе видов. О более поздней судьбе рода *Liriodendron* в Европе сведений пока нет.

Следует обратить внимание еще на одно обстоятельство. Семена олигоценовых европейских видов мелкие, но по морфологии более архаичные и древние, чем олигоценовые же семена уральского и сибирского видов. У последних семена крупнее и по морфологии ближе к современным, т. е. по уровню организации эти виды выше и эволюционно моложе европейских. Наблюдениями уже установлено, что новые формы в Сибири появляются раньше, чем в Европе: олигоценовые сибирские в Европе встречаются в миоцене, а миоценовые — в плиоцене. И в целом флоры нового типа формируются в Сибири раньше, чем в Европе. Конечно, сибирские виды и флоры, перемещаясь к югу и становясь на целую ступень моложе, не повторяются в точной копии. Чаще это только близкие виды и только в общем типе сходные флоры. Сравнивая Сибирь с Европой, мы опираемся на имеющийся палеоботанический материал из разновозрастных отложений Западной Сибири, Урала и средней полосы и юга Европы. Но процесс формирования новых форм и флор шел параллельно и на севере Европы, только палеоботанического материала оттуда у нас нет, поэтому нам кажется, что новые формы пришли в Европу с Урала или из Сибири. В действительности же они европейские, хотя некоторые формы могли быть близкими, а иногда и общими с сибирскими. Совершенно новыми (более крупными, широкими, слабо скульптурированными) являются семена реверской и киреевской коллекций, в которых, однако, часть семян сохраняет основные черты предшествующих характерно европейских или сибирских типов. Также новыми являются семена из верхнего миоцена Омской обл., мзотические из Одессы и паннонские из Закарпатья. Тот же в общем тип семян воспроизводит коллекция из нижнего плиоцена Кросценко в Польше. В отличие от киреевской и реверской коллекций в коллекциях из верхнего миоцена Омской обл., мзотиса Одессы, паннона Закарпатья и Кросценко все семена однотипные, без примеси древних форм. Это новые представители рода, каких не было в олигоцене, раннем-среднем миоцене Западной Сибири. Еще более они далеки от мелкосемянных видов из олигоцена, миоцена и частично даже из плиоцена Европы. В более поздних отложениях Европы и Сибири такие семена уже не встречаются. Очевидно, это боковая и слепая ветвь в развитии рода, уровень организации представителей которой более высокий, чем у обоих современных видов.

Подобное восхождение на более высокий уровень организации ископаемых видов Европы и Сибири в сравнении с современными видами, сохранившимися в убежищах, довольно обычно. Как правило, в убежищах сохраняются производные более древних представителей рода, позднее в Европе и Сибири вымерших. На прежней же или несколько сместившейся к югу территории продолжают развиваться более поздние представители рода, выработавшие какие-то новые черты, способствовавшие их выживанию здесь. Со временем и эти поздние производные, как, например, у *Liriodendron*, *Taxodium* и др., вымирают. Но у каких-то родов, например у *Glyptostrobus*, в современном убежище сохраняются морфологически самые поздние формы, каких никогда не было ни в Европе, ни в Сибири. Многие и довольно обычные роды третичной европейско-сибирской флоры, например *Betula*, *Alnus*, *Pinus*, *Rubus* и др., сохранили у нас лишь самые поздние формы и при этом выработали целые группы новейших форм, иногда в ранге секций, приспособившихся к условиям таежной и аркти-

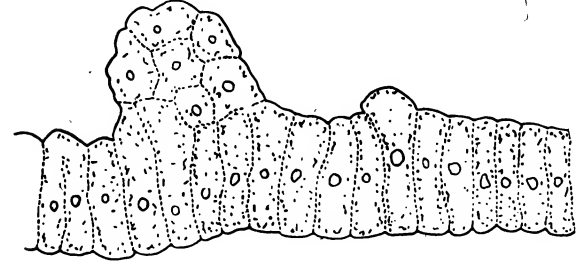
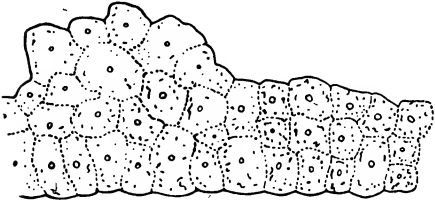
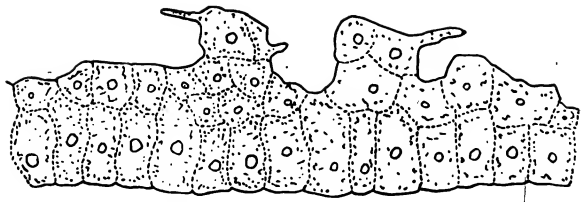
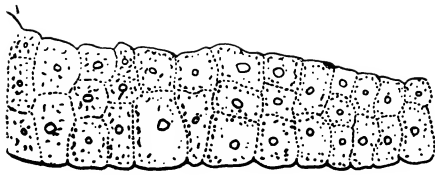


Рис. 1. *Liriodendron manykinii*, спермодерма, $\times 280$. Стародубка Гомельской обл., олигоцен.

Рис. 2. *Liriodendron kryštofovichii*, спермодерма, $\times 280$. Киреевское Томской обл., средний миоцен.

ческой зон. Некоторые роды, например *Andromeda*, существующие в Европе и Сибири по крайней мере с начала миоцена, сохранились здесь же или в Северной Америке, не имея аналогов в более далеких убежищах Китая. Развитие любого рода идет сложно и далеко не однотипно.

Как видно из изложенного, в систематике и истории рода *Liriodendron* еще много неясного и в основном из-за недостатка ископаемого материала. Развитие рода на приведенном в работе Шапаренко графике изображается прямой линией, идущей от мела. Еще в мелу от этой прямой двумя веерообразными пучками расходятся короткие линии, соответствующие североамериканским видам, которые в мелу же и вымерли. Дальше от конца мела и через весь третичный период линию продолжает долговременный и широко распространенный *L. procaccinii*. Только к верхнему плиоцену от этой линии отходит ветвь, отвечающая *L. apterum*. Та же прямая в плейстоцене раздваивается на короткие ветви, уводящие к современным *L. tulipifera* и *L. chinense*. О меловых представителях рода из Северной Америки я сказать ничего не могу, это отпечатки листьев, однако наличие там вполне современного рода и в таком разнообразии очень сомнительно. По третичным же представителям рода из Европы и Сибири у Шапаренко было очень мало сведений. И едва ли развитие рода в третичное время было таким простым и прямолинейным. Имеющийся палеоботанический материал свидетельствует, что уже в олигоцене было две группы видов — сибирская и европейская, возможно соответствующие секциям. В миоцене те же в основном группы обновились особыми видами, сибирская группа потеснила европейскую на юг до Одессы и на запад до Закарпатья, Польши, Голландии. В плиоцене ареал рода еще больше сократился до западной части Европы от Литвы и Белоруссии, а вскоре, в плиоцене же, род полностью вымер в Европе. В Восточной Сибири и Японии, откуда известны лишь миоценовые остатки, едва ли были те же европейские или западносибирские виды, но очень возможно, что здесь на востоке Азии род задержался дольше, чем в Европе.

Ниже приводится описание двух новых видов рода *Liriodendron*.

Liriodendron manykinii Dorof. sp. nov.

(рис. 1; рис. 3, 1—18 — см. вклейку)

Г о л о т и п: Гомельская обл., правый берег Днепра у дер. Стародубка, олигоцен, БИН № 499-2, рис. 3, 3, 4 (семя с двух сторон).

Семена 2.3—4.1 $\times$ 1.0—1.75 мм, продолговатые, слегка расширенные в верхней половине или в середине, в оси изогнутые. Верхушка суженная, оттянутая, микропиларная трубка слегка обособлена, чаще узкая. Основание суженное до острого, ножка узкая. Бугорки поверхности небольшие и крупные, непра-

зильно-овальные и фигурные, высокие, часто продолговатые, обильные, на спинке обычно мельче, но более регулярные, иногда вместо рядов бугорков сплошные или прерывающиеся продольные валики. Кожура тонкая. На поперечном срезе верхний край неровный, бугорки чаще полукруглые, клетки небольшие, прямоугольно-квадратные, не очень правильные, число рядов на участках без бугорков 2—3, стенки утолщены сильно, полости небольшие, поры обильные, разных направлений.

По величине описываемые семена наиболее близки к семенам *L. balticum* Dorof. из олигоцена Отградного Калининградской обл. (Дорофеев, 1974, стр. 18, табл. 89, 13—19), но прибалтийские крупнее, шире, толще, с более толстой кожурой и более грубо скульптурированной поверхностью. Большая часть описываемых семян мельче и уже прибалтийских. Различаются эти виды и анатомически. У *L. balticum* число рядов клеток на срезе 2—5, а сами клетки, особенно в нижних рядах, узкие, слегка угловатые, а у описываемого вида число рядов клеток меньше, сами клетки ближе к изодиаметричным.

Вид назван в честь геолога С. С. Маныкина, много содействовавшего сбору третичных флор в Белоруссии.

Liriodendron kryshstofovichii Dorof. sp. nov.

(рис. 2; рис. 4, 1—9 — см. вклейку)

Г о л о т и п: Томская обл., правый берег Оби у с. Киреевского, средний миоцен, БИН № 517-52, рис. 4, 2.

Семена 3.4—5.9×1.55—3.2 мм, обратнойцевидные, эллиптические, округло-ромбовидные, почти прямые и согнутые. Верхушка закругленная, микропилярная трубка короткая, у многих не обособлена. Основание суженное, островатое или тупое, ножка короткая, отогнутая. Скульптура поверхности грубая, бугорки большие и мелкие, неправильно-овальные или фигурные, обильные, на брюшке расположены без особого порядка, на спинке в продольных рядах, сами бугорки здесь мельче, иногда срастаются в короткие или длинные гребни; участки между бугорками равномерно покрыты небольшими, продолговатыми ячейками, расположенными продольными рядами. У многих, особенно у округло-ромбовидных, широких семян бугорки обильные, довольно крупные, но низкие и даже на спинке расположены без особого порядка. Кожура тонкая. На поперечном срезе верхний край неровный, бугорки полукруглые или грибовидные, клетки прямоугольные, широкие и узкие, располагаются в 1—2 ряда, в верхнем ряду обычно короткие, 4—6-угольные, стенки утолщены сильно, полости небольшие, поры обильные разных направлений.

Семена этого вида ближе всего к семенам олигоценового западно-сибирского вида *L. regulare* (Nikit.) Dorof. (Никитин, 1965, стр. 73, табл. 11, 1; Дорофеев, 1974, стр. 19, табл. 91, 1—16). Отдельные семена олигоценовых и миоценовых коллекций сходны, но в целом эти виды различаются. Среди семян *L. regulare* много небольших и совсем мелких, до 2—3 мм, хотя встречаются и крупные, до 5.7 мм длины, но преобладают продолговатые, иногда с наибольшей шириной в середине. Микропилярная трубка у олигоценовых семян более обособленная, скульптура поверхности хотя и резкая, но более тонкая: бугорки на брюшке обильные, крупные и мелкие, иногда и здесь располагаются в продольных рядах, на спинке же бугорки мелкие и более редкие, но ячейки резкие. Семена из описываемой коллекции в целом крупнее, до 6 мм длины, более широкие, среди них много широкоовальных, почти ромбовидных, микропилярная трубка короче и совсем не обособлена, основание тупое, скульптура поверхности грубее, менее регулярная: бугорки крупные, иногда сплошные, но низкие и даже на спинке располагаются без особого порядка.

Вид назван в честь А. Н. Криштофовича, замечательного советского палеоботаника и моего учителя.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. (1974). *Liriodendron*. Ископаемые цветковые растения СССР, 1. Л., Наука. — И м х а н и ц к а я Н. Н. (1974). *Liriodendron*. Ископаемые цветковые растения СССР, 1. Л., Наука. — Н и к и т и н П. А. (1965). Аквитанская семенная флора Лагерного Сада (Томск). Изд. Томск. гос. унив. — Т а х т а д ж я н А. Л., С а м о й л о в и ч С. Р.

(1963). *Magnoliaceae*. Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., Гос. науч.-техн. изд. литературы по геол. и охране недр. — Шапаренко К. К. (1937). *Liriodendron* — тюльпанное дерево. Тр. Бот. инст. АН СССР. сер. 1, 4. — Kirchheimer F. (1957). Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. Halle. — Mädlер K. (1939). Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. Abh. Senck. Nat. Ges., 446. — Szafer W. (1947). Flora plioceniska z Krościenko n/Dunajcem. Kraków. — Reid C. a. E. M. (1915). The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. Mededeel. Rijksopsp. Delfstoffen, 6. Gravenhage.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VI 1982.

УДК 582.542.1(571.62)

Н. С. Пробатова, С. С. Харкевич

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *POACEAE* ИЗ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

N. S. PROBATOVA, S. S. KHARKEVITCH. NEW TAXA OF THE *POACEAE* FROM THE Khabarovsk Region

Публикуются латинские диагнозы нового гибридного рода *×Leymotrix*, новых видов *Calamagrostis ajanensis*, *C. amurensis*, *C. × badzhalsensis*, *Agrostis sokolovskajae*, *A. × amurensis* и подвида *Melica nutans* ssp. *amurensis*, а также новые номенклатурные комбинации *×Leymotrix ajanensis* и *Calamagrostis latissima*. Для 3 таксонов приводятся числа хромосом (2n). Сообщается о нахождении на территории Хабаровского края *Calamagrostis pavlovii* и *Elymus fibrosus* — впервые для советского Дальнего Востока, *Agrostis tenuis*, *Alopecurus geniculatus*, *Calamagrostis arctica* и *Trisetum umbratile* — впервые для края.

В результате ревизии гербарного материала по сем. *Poaceae* в Дальневосточном региональном гербарии (VLA), изучения типовых образцов в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), а также изучения новых сборов одного из авторов (Н. С. Пробатовой) из Приамурья, предпринятых с целью обработки сем. *Poaceae* для многотомной коллективной сводки «Сокудистые растения советского Дальнего Востока» были выявлены новые таксоны, для части которых ниже публикуются описания.¹ Данные по числам хромосом для новых таксонов получены и предоставлены в распоряжение авторов А. П. Соколовской (участвовавшей в экспедиции 1981 г. в Приамурье), которой мы выражаем искреннюю признательность.

1. *×Leymotrix* Charkev. et Probat. gen. hybr. nov. — Genus inter genera *Leymus* Hochst. et *Hystrix* Moench intermedia est. Planta plus minusve rhizomatosa. Laminae foliorum planae, nervis supra parum prominentibus. Spicae laxae, erectae; spiculae valde distantes, binae, rarius solitariae. Glumae angustae, subsubulatae, 1—3-nerves, leviter carinatae. Lemmata dense villosa-pilosa.

Т у п у с : *×L. ajanensis* (V. Vassil.) Charkev. et Probat. comb. nov. — *Asperella ajanensis* V. Vassil. 1940, Бот. мат. (Ленинград) 8, 12: 216. — *Leymus ajanensis* (V. Vassil.) Tzvel. 1972, Новости сист. высш. раст. 9: 59, excl. syn. (= *Leymus interior* (Hult.) Tzvel. *×Hystrix sibirica* (Trautv.) O. Kuntze).

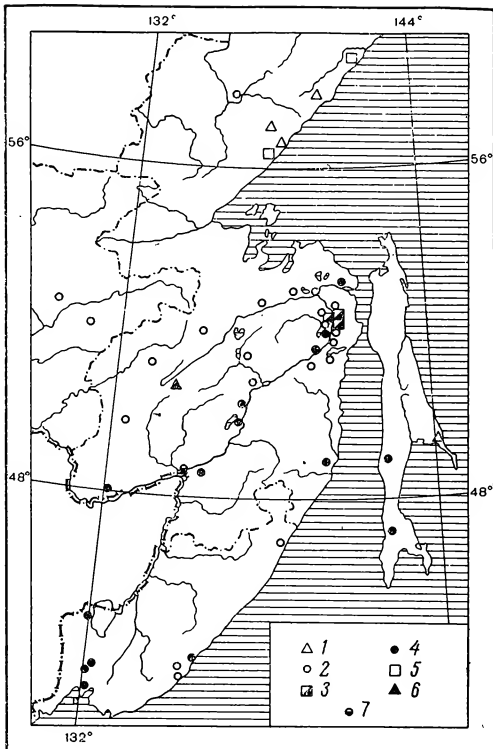
Гибрид отличается от *Leymus interior*, с которым он более сходен габитуально, очень рыхлыми колосьями с колосками, обычно расположенными в узлах по (1) 2 и далеко расставленными друг от друга, почти шиловидными колосковыми чешуями, плоскими и без выдающихся сверху ребер пластинками листьев, а от *Hystrix sibirica* — густо мохнато-волосистыми безостыми нижними цветковыми чешуями и более развитыми колосковыми чешуями. Пыльники 4.3—4.5 мм дл. Гибрид длительно существующий и, возможно, частично фертильный. Описан из окрестностей с. Аян: «Проге Аян, leg. Tiling» (тип и изотипы — LE). К нашему гибриду, по-видимому, относится также название *Elymasperella ambigua* Nevski (Ворошилов, 1966).

¹ Диагнозы новых таксонов на русском языке будут опубликованы в ближайшее время в томе 1 упомянутой сводки.

Кроме классического местонахождения (рис. 1) этот гибрид стал известен в последнее время также из Охотского р-на «Правый приток р. Луктур (южнее р. Урак), известняковый массив, 20 VIII 1973, С. Харкевич, Т. Буч» (VLA). В этом месте коллекторы собрали также *Leymus interior*; что касается *Hystrix sibirica*, то хотя этот вид, очень редкий на территории советского Дальнего Востока (СДВ), пока не известен из Охотского р-на, он, как правило, встречается на известняках (Ревердатто, 1964) и, следовательно, вполне может быть там обнаружен.

Следует отметить, что в местонахождении, расположенном в бассейне р. Луктур и характеризующемся локальными выходами хемогенных палеозойских

Рис. 1. Распространение на советском Дальнем Востоке *Calamagrostis ajanensis* (1), *C. amurensis* (2), *Agrostis sokolovskajae* (3), *Melica nutans* ssp. *amurensis* (4) и местонахождения гибридов — $\times$ *Leymotrix ajanensis* (5), *Calamagrostis* $\times$ *badzhalensis* (6), *Agrostis* $\times$ *amurensis* (7).



известняков, выявлена целая свита редких кальцефильных видов растений (Харкевич, Буч, 1976), встречающихся на выходах известняков в окрестностях с. Аян Аяно-Майского р-на. В результате дальнейшей обработки гербарного материала, собранного в бассейне р. Луктур, оказалось, что там произрастает также редкий для СДВ кальцефильный вид *Braya siliquosa* Bunge, указанный для окрестностей с. Аян еще Э. Регелем и Г. Тилингом (Regel, Tiling, 1859).

2. *Calamagrostis ajanensis* Charkev. et Probat. sp. nov. (sect. *Deyeuxia* (Clar.) Dumort.). — Planta (40) 50—110 cm alta, sat dense caespitosa. Culmi sub inflorescentia scabri. Laminae foliorum (6) 8—10 mm lt. et 12—25 cm lg., linearilanceolatae, planae, sat rigidae, supra glabrae et leves, glaucescentes. Paniculae 9—12 cm lg. et 1.3—2 cm lt., ovali-oblongae, densae, coarctatae, in parte inferiore saepe interruptae. Spiculae (8) 8.5—11 mm lg., parum violascentes. Glumae anguste lanceolatae, longe acutatae. Lemmata 5—7 mm lg.; calli pili $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{6}$ lemmatis longitudine aequalibus tecta; arista dorsalis, 9.5—12.5 mm lg., geniculato-curvata et lemmatis apicem 4—6 mm superans. Paleae lemmata aequantes vel subaequantes. Antherae 2.6—3.1 mm lg.

Т у п у с: «Prov. Chabarovsk, distr. Ajano-Maja, in viciniis pag. Ajan, 11 IX 1973, S. Charkevicz et T. Butsch» (VLA, isotypus — LE).

А ф ф и н и т а с. А speciebus proximis *C. sugawarae* Ohwi et *C. monticola* V. Petrov ex Kom. spiculis et lemmatis multo longioribus et laminis latioribus, а *C. latissima* (Worosch.) Probat. comb. nov. (*C. turczaninowii* Litv. ssp. *latissima* Worosch. 1972, Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 83 : 34) calli pilis multo brevioribus et antheris brevioribus differt.

От близких видов *C. sugawarae* Ohwi и *C. monticola* V. Petrov ex Kom. этот вид отличается очень крупными колосками и нижними цветковыми чешуями, более широкими пластинками листьев (от *C. monticola* он также отличается и габитуально). Вид, аналогичный *C. latissima* (Worosch.) Probat., но имеющий очень короткие волоски на каллусе нижних цветковых чешуй (равные $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{6}$, а не $\frac{1}{3}$ длины чешуи) и относительно мелкие пыльники (у *C. korotkyi* ssp. *latissima* пыльники 3.8—4.5 мм дл.).

C. ajanensis распространен в Аяно-Майском р-не Хабаровского края (хр. Джугджур: восточнее горы Топко, долина р. Улкан, в верхнем течении,

крупнокаменистый склон, в редкостойном лиственничнике, 10 VIII 1977, С. Харкевич, А. Бобров; среднее течение р. Турманджи — правый приток р. Ульи, 800—1000 м над ур. м., редкостойный лиственничник у верхней границы леса, 27 VIII 1973, С. Харкевич, Т. Буч — VLA), а также на восточном побережье о. Сахалин («Поронайский р-н, 10 км к С от оз. Долгое, 1933, Е. Хосино и др.» — VLA). Обитает на каменистых участках и скалах среди леса (подобно другим видам группы *C. korotkyi* — *C. monticola*). К *C. ajanensis* относится упомянутый Д. И. Литвиновым (1918) при описании им *C. korotkyi* Litv. образец из с. Аян (коллектор Н. Tiling), виденный нами (LE), с колосками до 9 мм дл. и короткими (до $\frac{1}{4}$ длины нижней цветковой чешуи) волосками каллуса. Ареал *C. ajanensis* показан на рис. 1, 1.

В верхнем течении р. Улкан совместно с *C. ajanensis* собран редчайший охотский эндемик *Saxifraga sieversiana* Sternb., произрастающий в массе на северных замшелых склонах известняковых глыб.

C. ajanensis, возможно, связан в своем происхождении с курильско-японским островным видом *C. urelytra* Hack. (*C. sesquiflora* ssp. *urelytra* (Hack.) Probat.); нам известны образцы *C. urelytra* с островов Янкича (архипелаг Ушипир) и Итуруп (VLA) с необычно широкими, почти плоскими пластинками листьев, уклоняющиеся к *C. ajanensis*.

3. *Calamagrostis amurensis* Probat. sp. nov. (sect. *Calamagrostis*). — Planta (65) 70—100 cm alta, rhizomatosa, rarius laxe caespitosa. Culmi sub inflorescentia plus minusve scabri, (4) 5—6-nodis distantibus, sub nodis breviter et rigide pilosi; internodia non raro etiam plus minusve pilosa. Vaginae foliorum inferiorum sat longe et densiuscule pilosae; laminae 4—6 mm lt., supra brevissime pilosae, vulgo etiam pilis longioribus sparsis tectae, subtus scabrae; ligulae foliorum superiorum (2.3) 4—6.5 mm lg., dorso breviter et dense pilosae; articulatio vaginali-laminaris barbata. Panicula 12—17 cm lg., ramulis adscendentibus dense aculeolatis. Spiculae (3.2) 3.5—4.3 (4.7) mm lg., virescentes vel parum roseo-violaceo tinctae. Glumae apice sat subito, sed longe angustatae, scabrae, secus carinam (interdum tota facie) laxe et sat longe pilosae, subaequales (inferior ad 0.5 mm superiore brevior). Lemmata 2.5—3.2 (3.7) mm lg.; calli pili lemmatis aequales vel subaequales; arista dorsalis tenuis recta, infra medium vel prope basin lemmatis abiens et apicem suam non superans. Palea lemmatis 1.4—1.5 mm brevior. Antherae 1.5—1.8 (2) mm lg. 2n=42, 56.

Т у п у с: «Prov. Chabarovsk, distr. Uljca, ripa austro-orientalis lac. Udylj, 25 km ad ostium affluentiae Uchta, ad margines silvae lariceto-betuletiae, 28 VI 1981, n° 5935, N. Probatova, A. Sokolovskaja, V. Seledets» (VLA, isotypus — LE).

П а р а т и п ы: Хабаровский край, Ульчский р-н, окр. с. Солонцы, опушка лиственничника, 28 VI 1978, Н. Пробатова, Э. Рудыка; Приморский край, Тернейский р-н, 18 км к югу от пос. Терней, окр. оз. Благодатное, 10 VIII 1979, Н. Пробатова (VLA).

A f f i n i t a s. A specie proxima *C. barbata* V. Vassil. articulationi vaginali-laminari dense et longe pilosa, vaginis foliorum inferiorum pilosis et laminis supra vulgo pilosis differt.

Вид, вероятно, близкий к *C. barbata* V. Vassil., от которого хорошо отличается влагалищами нижних и средних листьев, сероватыми от густого опушения, густо бородчато опушенными влагалищно-пластиночными сочленениями, коротковолосистыми междоузлиями стеблей и пластинками листьев сверху с рассеянными волосками. У типа *C. barbata* (описан из южной части Магаданской обл.) наблюдается лишь слабое короткое опушение на влагалищно-пластиночных сочленениях, и стеблевые узлы едва заметно жестко прижато волосистые. В северном Приморье и Приамурье (очень редко также на Сахалине) изредка встречаются, по-видимому, гибридогенные популяции со слабо и рассеянными волосистыми влагалищами в верхней их части (хотя бы у листьев вегетативных побегов) и с более или менее волосистыми сверху пластинками листьев, уклоняющиеся к *C. amurensis*. У других таксонов рода *C. purpurea* влагалищно-пластиночные сочленения голые.

C. amurensis обитает в долинных лиственничных, еловых и смешанных лесах, на опушках и вырубках. Ареал его охватывает Приамурье (преимущественно Нижнее) и северное Приморье: наиболее многочисленные сборы (LE, VLA)

из Ульчского р-на Хабаровского края и Тернейского р-на Приморского края (рис. 1, 2).

$2n=42$: Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль в 25 км от устья протоки Ухта, опушка лиственнично-березового леса, 28 VI 1981, № 5935, Н. Пробатова, А. Соколовская, В. Селедец (тип!).

$2n=56$: Хабаровский край, Ульчский р-н, окр. с. Солонцы, опушка лиственничника, 1 VII 1978, № 5082, Н. Пробатова, Э. Рудыка.²

Для восточносибирско-дальневосточного вида *C. barbata* пока известно лишь октоплоидное число хромосом $2n=56$ (Соколовская, Пробатова, 1976).

4. *Calamagrostis* × *badzhalsensis* Probat. sp. hybr. nov. (= *C. arctica* Vasey × *C. korotkyi* Litv.). — Caespites laxae; vaginae foliorum emortuorum sat numerosae; laminae supra plus minusve costatae, leviter scabrae, partim planae. Panicululae laxae; antherae ad 3.5 mm lg.

Т у р у с: «Prov. Chabarovsk, jugum Badzhal, in fluxu superiore fl. Gerbi, ad 1900 m alt., 23 VII 1973, I. Shapoval, E. Bojko (VLA).

Гибрид характеризуется рыхлыми дерновинами с довольно многочисленными влагалищами отмерших листьев и рыхлыми метелками; пластинки некоторых листьев сверху более или менее ребристые, слабо шероховатые, частично плоские; пыльники до 3.5 мм дл. По-видимому, редкий гибрид. Описан с Баджальского хр. (Хабаровский край) (рис. 1, 6).

5. *Agrostis sokolovskajae* Probat. sp. nov. (sect. *Agrostis*). — Planta 10—35 (45) cm alta, sat dense caespitosa. Culmi geniculate adscendens, basi subrepentes, tenues, laeves. Laminae 1—3 mm lt., in innovationibus vegetativis subsetaceae, in culmis planae, molles, laeviter glaucescentes, scabrae; ligulae foliorum superiorum 2—3 (3.2) mm lg. Paniculae (3) 9—17 cm lg., $\frac{1}{3}$ longitudinis culmi aequales, angustae, valde laxae, ramulis adscendentibus tenuibus scabris (ramuli inferiores $\frac{1}{4}$ paniculae longitudine aequantes). Spiculae 1.8—2 mm lg., rubriusculae. Glumae subaequilongae, laeves. Lemmata 1.3—1.5 mm lg.; arista recta, prope lemmatis apicem abiens et suum ad 1 mm superans, rarius deficiens. Paleae lemmatis duplo breviores. Antherae 0.7—1 mm lg. $2n=28$.

Т у р у с: «Prov. Chabarovsk, distr. Uljcz, fl. Amur ripa limoso-glareosa contra pag. Nizhnjaja Gavanj, 30 VI 1981, n° 5947, N. Probatova, A. Sokolovskaja, V. Seledets» (VLA, isotypi — LE, MHA, MW).

А ф ф и н и т а с. A specie proxima *A. stolonifera* L. innovationibus vegetativis repentibus nullis, foliorum radicalium laminis angustissimis, paniculis sat magnis et laxis, paniculae ramulis longioribus et antheris paulo brevioribus differt. Probabiliter species hybridogena: *A. stolonifera* L. × *A. trinii* Turcz.

Вид назван в честь известного советского ботаника и цитолога А. П. Соколовской, впервые осуществившей широкое кариогеографическое изучение флоры советского Дальнего Востока, а также — первое кариосистематическое исследование рода *Agrostis* L.

Отличается от близкого вида *A. stolonifera* L. отсутствием бесплодных стелющихся побегов, очень узкими пластинками прикорневых листьев, относительно крупными и рыхлыми метелками с более длинными веточками, а также сравнительно мелкими пыльниками. Возможно, является стабилизировавшимся гибридом двух тетраплоидных видов — *A. stolonifera* L. и *A. trinii* Turcz., однако габитуально, а также по вышеупомянутым признакам он значительно отличается от спонтанных гибридов, изредка обнаруживаемых в Приморье на вторичных местообитаниях.

Обитает на низких заливаемых паводками илисто-щебнистых и песчано-галечных берегах Амура. Массовый вид. Известен из Ульчского р-на Хабаровского края: близ сел Богородское, Солонцы и Нижняя Гавань (рис. 1, 3).

$2n=28$: Хабаровский край, Ульчский р-н, иловато-галечный низкий берег Амура против сел. Нижняя Гавань, 30 VI 1981, № 5947, Н. Пробатова, А. Соколовская, В. Селедец (тип!).

² Гербарные образцы исследованных в кариологическом отношении растений, как и постоянные парафиновые препараты из кончиков корешков (фиксация в смеси Навашина, окраска железным гематоксилином по Гейденгайну), сохраняются в Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР (Владивосток).

Мы считаем, что *A. sokolovskajae* относится к своеобразной группе видов, обитающих на амурских отмелях, куда входят также из злаков *Beckmannia hirsutiflora* (Roshev.) Probat., *Glyceria leptorhiza* (Maxim.) Kom., *Alopecurus longiaristatus* Maxim., *Eragrostis amurensis* Probat. (Пробатова, Соколовская, 1981) и еще целый ряд видов из семейств *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Juncaceae*, *Cyperaceae*, *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae* и некоторых других (Ворошилов, 1968), локализованных в бассейне Амура, где они встречаются, как правило, наряду с родственными им широко распространенными видами (*Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern., *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom., *Alopecurus aequalis* Sobol., *Eragrostis pilosa* (L.) Beauv. и др.), хотя, по-видимому, не сообитают. Для *A. sokolovskajae* таким широко распространенным близкородственным видом является *A. stolonifera*, хотя считается, что последний вид на СДВ — исключительно заносного происхождения.

6. *Agrostis* × *amurensis* Probat. sp. hybr. nov. (= *A. scabra* Willd. × *A. trinii* Turcz.). — A specie proxima *A. scabra* paniculis oblongis et antheris longioribus (0.6—0.7 mm lg.); a *A. trinii* laminis foliorum radicalium angustissimis (ad filiformem), paniculis late diffusis, ramulis longissimis et glumis longioribus et acutioribus, secus carinam grosse aculeolatis differt. Hybrida partim fertilis. 2n=35.

Т у р у с: «Prov. Chabarovsk, distr. Smidoviczi, in viciniis stationis viae ferreae Voloczaevka, in schistosis ad pedes collis, 10 IX 1976, n° 4471, N. Probatova, V. Seledets» (VLA, isotypus — LE).

Частично фертильный гибрид. Отличается от *A. scabra*, к которому уклоняется габитуально, продолговатыми в очертании метелками и более крупными пыльниками (0.6—0.7 мм дл.), иногда имеется зачаточная ость; от *A. trinii* отличается очень узкими (до нитевидных) пластинками прикорневых листьев, раскидистыми метелками с очень длинными веточками, острыми и длинными колосковыми чешуями с крупными шипиками по килям (рис. 1, 7).

2n=35: Хабаровский край, Еврейская автономная обл., Смидовичский р-н, окр. ж.-д. ст. Вoločаевка, у подножья сопки на щебне, 10 IX 1976, № 4471, Н. Пробатова, В. Селедец (тип!).

7. *Melica nutans* L. ssp. *amurensis* Probat. ssp. nov. — A *M. nutans* L. ssp. *nutans* paniculis magis multispiculatis (13—25 in panicula) et ramulis inferioribus 3—5.5 cm lg. spiculas 2—4 gerentibus differt.

Т у р у с: «Prov. Chabarovsk, distr. Uljeza, promontorium Auri 9 km infra pag. Bulava, ad fl. Amur ripam rupestrem, ad margines sylvae, 24 VI 1978, N. Probatova, E. Rudyka» (VLA, isotypus — LE).

П а р а т и п: Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль в 25 км от устья протоки Ухта, опушка березняка, 28 VI 1981, № 5929, Н. Пробатова, А. Соколовская (VLA, LE).

Отличается от типового подвида ssp. *nutans*, широко распространенного на большей части территории СДВ, кистевидными метелками с относительно многочисленными (по 13—25) колосками, где нижние веточки относительно длинные (3—5.5 см дл.) и несут по 2—4 колоска, а также — нередко волосистыми влагалищно-пластиночными сочленениями. Обитает в лиственных и смешанных лесах по долинам рек. Распространен преимущественно в Приамурье, реже встречается в Приморье и на Сахалине (рис. 1, 4). Наблюдаются переходы к ssp. *nutans*.

Ниже приводим новые данные, касающиеся распространения на территории Хабаровского края 6 видов злаков, два из них — *Calamagrostis pavlovii* Roshev. и *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel. — являются новыми для СДВ. Цитируемые гербарные образцы хранятся во Владивостоке (VLA).

Calamagrostis pavlovii Roshev. Этот южносибирско-центральноазиатский вид впервые стал известен из бассейна р. Амгунь: оз. Дальжинское, елово-лиственный лес, 24 VIII 1931, Скобунов (LE, VLA) — рис. 2, 4. Н. Н. Цвелев (1976) предполагает гибридное происхождение *C. pavlovii*: *C. obtusata* Trin. × *C. purpurea* (Trin.) Trin. Преимущественно сибирский таежный вид *C. obtusata* лишь едва заходит в пределы СДВ в восточной части своего ареала: нам известно единственное достоверное местонахождение его в Приморье («Бухта Терней, устье р. Сахобэ, 1885—90, Н. А. Пальчевский» — LE). Все

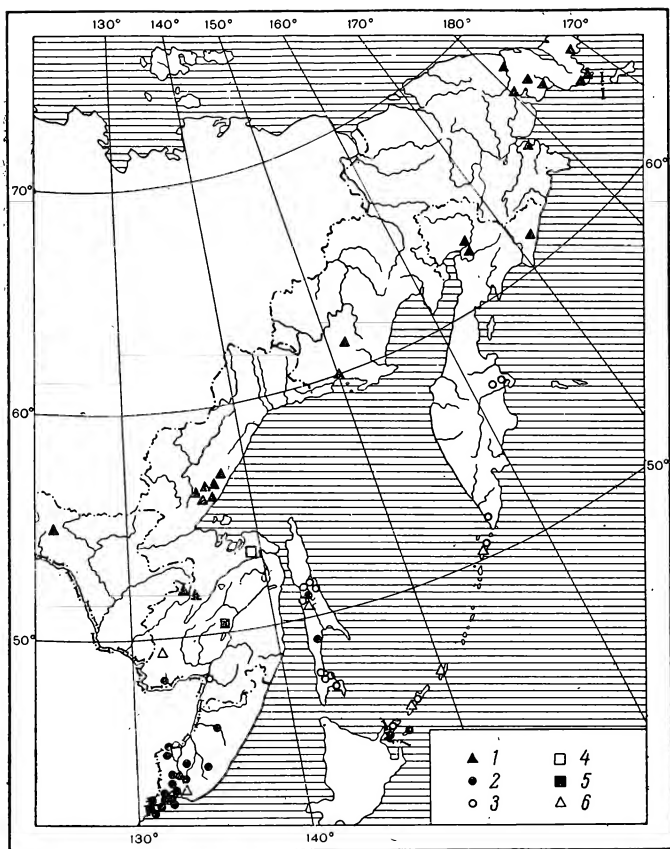


Рис. 2. Распространение на советском Дальнем Востоке *Calamagrostis arctica* (1), *Trisetum umbratile* (2), *Agrostis tenuis* (3) и местонахождения *Calamagrostis pavlovii* (4), *Elymus fibrosus* (5) и *Alopecurus geniculatus* (6).

довольно многочисленные указания *C. obtusata* для южной половины СДВ относятся, как мы выяснили, к *C. barbata* V. Vassil.

Elymus fibrosus (Schrenk) Tzvel. впервые собран (в качестве заносного или одичавшего из культуры растения) в г. Комсомольске-на Амуре: обочина дороги у пристани, 19 VI 1981, Н. Пробатова, А. Соколовская, В. Селедец. Тип ареала — евросибирский (рис. 2, 5).

Agrostis tenuis Sibth., заносное растение флоры СДВ, был известен с Камчатки, Курильских островов и в особенности с Сахалина, где этот вид вполне натурализовался и существует по крайней мере с начала нашего столетия. В последнее время обнаружен близ Хабаровска: Большехехцирский заповедник, вершина г. Большой Хехцир, в квадрате 67, 6 VII 1977, А. Мельникова (распространение *A. tenuis* на СДВ показано на рис. 2, 3).

Alopecurus geniculatus L., также заносный на СДВ, но гораздо более редкий вид, был известен с Сахалина, Курильских островов и в Приморском крае (у Владивостока); в последнее время собран и в Хабаровском крае: Облученский р-н, пос. Кульдур, 30 VI 1981, Э. Бойко, В. Старченко. Немногочисленные на СДВ местонахождения *A. geniculatus* показаны на рис. 2, 6.

Calamagrostis arctica Vasey, по нашему мнению, замещает в континентальной части СДВ близкородственный берингийский вид *C. sesquiflora* (Trin.) Tzvel., широко известный на Камчатке, Командорских и северных Курильских островах (заходящий отчасти и в Северную Корею). *C. arctica* недавно обнаружен нами в сборах А. А. Нечаева из Верхнебуреинского р-на Хабаровского края: 33 км на юго-восток от пос. Софийск, хр. Дуссэ-Алинь, водораздел левых притоков рек Бурея и Правая Бурея, выс. 1500 м над ур. м., горная тундра, 40 VII 1978 (распространение *C. arctica* в пределах СДВ показано на рис. 2, 1).

Trisetum umbratile (Kitag.) Kitag., принимаемый обычно в качестве подвида широко распространенного вида *T. sibiricum* Rupr., был известен как лесное растение юга Приморья (Цвелев, 1976). Мы установили, что этот вид, характеризующийся обычно очень рыхлыми метелками и относительно высоко замкнутыми волосистыми влагалищами листьев, встречается также на юге Хабаровского края: Еврейская автономная обл., окр. с. Бабстово, среднее течение р. Вертопрашиха, 1978, Л. Голышева, а также на южных Курильских островах (Кунашир и Шикотан), немногочисленные местонахождения — на Сахалине (распространение вида на СДВ показано на рис. 2, 2).

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Ворошилов В. Н. (1968). Об отшельной флоре умеренных областей муссонного климата. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 68. — Литвинов Д. И. (1918). *Calamagrostis korotkyi* Litv. Herb. Fl. Ross., 55, n° 2750. Пгр. — Пробатова Н. С., Соколовская А. П. (1981). Хромосомные числа некоторых видов водной и прибрежной флоры Приамурья в связи с особенностями ее формирования. Бот. ж., 66, 11. — Ревердатто В. В. (1964). *Gramineae*. В кн.: Флора Красноярского края, 2. Томск. Изд. ТГУ. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1976). Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов. Бот. ж., 61, 3. — Харкевич С. С., Буч Т. Г. (1976). Флористические новинки для советского Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 13. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Regel E., Tiling H. (1859). *Florula ajanensis*. Nouv. Mém. Sec. Nat. Moscou, 11 (17).

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 I 1983.

УДК 005 : 582.89 (235.211)

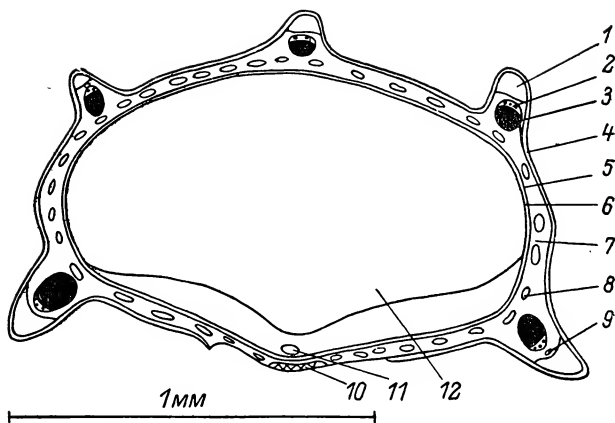
М. Г. Пименов, Е. В. Ключиков

НОВЫЙ ВИД РОДА *HYALOLAENA* (UMBELLIFERAE — APIOIDEAE) ИЗ БАДАХШАНА

M. G. PIMENOV, E. V. KLUYKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *HYALOLAENA*
(UMBELLIFERAE—APIOIDEAE) FROM BADAKHSCHAN

В 1969 г. во время экспедиционной поездки в Среднюю Азию один из авторов (М. Г. Пименов) собрал в долине р. Пяндж (окр. пос. Шипад) не известное для Горного Бадахшана геофильное растение из сем. *Umbelliferae* с удлинёнными маловетвистыми слегка утолщёнными корнями. К сожалению, надземная часть его была представлена только сухими стеблями и установить его таксономическое положение было невозможно. Повторно это растение было собрано авторами в 1973 г. опять примерно в том же состоянии. И только спустя 12 лет, в 1981 г., мы вновь собрали это растение с того же самого места; в том году многие зонтичные в Средней Азии обильно цвели (что у эфемероидов, и в особенности геофитов, бывает не каждый год) и рассматриваемое растение было представлено многочисленными генеративными экземплярами со зрелыми плодами. На растениях были не только плоды, но на них хорошо сохранились листья¹ и листочки оберток и оберточек. Это позволило четко установить их родовую принадлежность. Стало ясно, что это новый вид рода, известного в таксономической литературе под названием *Hymenolyma* Kogov., который мы, однако, в ходе критической ревизии геофильных зонтичных Средней Азии включили в состав рода *Hyalolaena* Bunge (Пименов, Ключиков, 1982) как самостоятельную подсекцию *Hymenolyma* (Kogov.) M. Pimen. et Kljuikov секции *Hyalolaena*.

¹ Некоторое время растения удалось выращивать из привезенных из Бадахшана корней на участке систематики зонтичных Ботанического сада МГУ; это позволило точнее описать листья нового вида.



Поперечный срез через середину зрелого мерикарпия *Hyalolaena melanorrhiza*

1 — воздухоносные полости, 2 — флоэма реберных проводящих пучков, 3 — ксилема реберных проводящих пучков, 4 — экзокарпий, 5 — эндокарпий, 6 — семенная оболочка, 7 — мезокарпий, 8 — ложбиночные и комиссуральные секреторные каналы, 9 — реберные секреторные каналы, 10 — одревесневшие склеренхимные клетки со щелевидной пористостью, 11 — проводящий пучок фуникулуса, 12 — эндосперм.

К этой подсекции мы отнесли 3 вида. После описания нового вида в подсекции *Hymenolyma* число видов достигает 4, а всего в роде *Hyalolaena* 9 видов.

Hyalolaena melanorrhiza M. Pimen. et Kljuykov sp. nov. — Plantae perennes, monocarpicae, glaberrimae, radicibus incrassatis, atratis, elongatis vel subcylindraceis, plerumque integris, collo residuis griseolis petiolorum foliorum emortuorum dense tecto. Caules solitarii, erecti, 50—80 cm alt., basi ad 5 mm in diam., teretes, in nodis curviusculis, in parte media corymbosam ramosi, umbellis terminalis. Folia radicalia rosulata, petiolis laminis sesqui-duplo brevioribus; laminis 7—14 cm lg., 1.5—2.5 cm lt., ambitu lanceolato-linearibus vel linearibus; segmentis primariis sessilibus tripinnatisectis in jugis multis (ultra 10) dispositis; lobis terminalibus filiformibus, 1—2 mm lt., 0.2—0.25 mm in diam., fasciculatis. Folia caulina plus minusve distincte simplicata, etiam infima subsessilia, vaginis leviter dilatatis, suprema ad squamulas lanceolatas fuscascentes reducta. Umbella involucri phyllis 8—9, lanceolatis, ad 4—5 mm lg., marginibus late albo-scariosis; radiis 11—16, ad 4—7 cm lg., paulo inaequilongis, exterioribus duplo longioribus. Umbellulae 17—23-florae, involucelli phyllis 7—8, lanceolatis vel lineari-lanceolatis, involucri phyllis similibus, ad 3—4 mm lg. Dentes calycinii nulli. Petala alba, apice attenuata et inflexa, exungiculata, canalibus secretoriis solitariis instructis. Fructus atro-brunnei, glabri; carpophoris fere ad basin bipartitis. Mericarpia ambitu dorso oblonga, oblanceolata vel linearia, applanata, basin versus angustata, 4—5 mm lg., 1—1.3 mm lt.; commissura angusta; juga aequalia, teretia, vix prominentia, in partibus distalibus cavitatibus aëriiferis donata; stylopodia brevicornica, 0.3—0.4 mm lg.; stylodia 0.6—0.7 mm lg., dorso reflexa. Exocarpium unistratosum cellulis parvulis. Mesocarpium parenchymatosum, parvicellulare. Vittae valliculares parvulae, numerosae, anastomosantes. Endospermium ventre, planum (fig. 1 — см. рисунок).

Т у п у s: Badachschan, jugum Jazgulem, in valle fluvii Pjandsh, inter pagum Schipad et fontem Schisgu, in declivi argilloso septentrionali, № 1004, 30 VII 1981, M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, Ju. V. Baranova, M. G. Vassiljeva (LE, isotypi — MW, MHW).

А ф ф и н и т а s. Species nostra *H. bupleuroidi* (Schrenk) M. Pimen. et Kljuykov similis, sed radicibus atratis plerumque integris, caulibus glaberrimis, foliis radicalibus lobis terminalibus filiformibus (non lanceolatis), involucelli phyllis minus evolutis lanceolatis (non ovatis), jugis mericarpiorum in partibus distalibus cavitatibus aëriiferis donatis differt.

Описываемый вид весьма близок к видам подсекции *Hymenolyma*, и в частности к *H. bupleuroides* (Schrenk) Kljuykov et M. Pimen., от которого он отличается наличием полостей в дистальных концах ребер мерикарпиев. По этому признаку новый вид сближается с желтоцветковыми видами секции *Pseudo-*

muretia M. Pimen. et Kljuikov, из двух видов которой у *H. lipskyi* (Korov.) M. Pimen. et Kljuikov полости имеются во всех ребрах, а у *H. transcaspica* (Korov.) M. Pimen. et Kljuikov — только в дистальных концах краевых ребер. Такое сходство лишний раз подчеркивает родство копетдагских видов, описанных в родах *Scaligeria* DC. и *Muretia* Boiss., именно с видами рода *Hyalolaena*.

Новый вид пока известен только из классического местонахождения, где он растет на мелкощебнистых западных склонах, обращенных к р. Пяндж. Возможно, его ареал окажется более широким, и не исключено, что он растет и на противоположном берегу реки, уже на территории Афганистана.

ЛИТЕРАТУРА

Пименов М. Г., Ключиков Е. В. (1982). Критический анализ родов *Hyalolaena* и *Hymenolyma* и близких к ним таксонов *Umbelliferae*—*Apioidae*. Бот. ж., 67, 7.

Московский государственный университет.

Получено 6 X 1982.

УДК 005 : 582.572.2

И. Г. Левичев

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*) ИЗ ЗАПАДНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

I. G. L E V I C H E V. NEW SPECIES OF THE GENUS *GAGEA* (*LILIACEAE*) FROM WEST TIAN-SCHAN

Описаны два новых вида рода *Gagea*: *G. gypsacea* из западной части Ферганской долины и *G. davlianidzeae* из Сары-Челекского заповедника.

В предгорьях Моголтау, а затем еще в двух точках западной части Ферганской долины был собран гусиный лук, по многим признакам весьма сходный с *Gagea olgae* Regel, но цветущий в отличие от него довольно поздно.

G. olgae — одно из первых растений, которое оживляет своими ярко-желтыми цветками лёссовые равнины и предгорья Средней Азии. Для него характерен осенне-зимний цикл развития, позволяющий в мягкие, малоснежные зимы завершать стадию бутонизации уже к январю.

Обнаружение габитуально схожих с *G. olgae* растений, цветущих в одно время с такими поздноцветущими видами рода *Gagea* Salisb., как *G. stipitata* Merckl. ex Bunge и *G. chomutovae* (Pasch.) Pasch., заставило внимательнее присмотреться к их морфологическим признакам. Найденные отличия позволили сделать заключение о принадлежности этих растений к новому виду *G. gypsacea* Levichev. При этом обнаружилась интересная особенность биологии цветения. Если у *G. olgae* цветоножка не прекращает роста до полного созревания коробочки, то у *G. gypsacea* удлинение цветоножки прекращается с окончанием цветения цветка, в результате чего у *G. olgae* зрелые коробочки высоко подняты на длинных, почти равных цветоножках, а у коробочек *G. gypsacea* цветоножки разной длины: короткие у раскрывшихся первыми цветков и длинные у завершавших цветение. Очередность раскрытия цветков нетрудно установить по величине и состоянию зрелости коробочек.

Описываемый вид отличается и экологией обитания. Во всех трех точках сбора почвы более или менее засолены. В двух случаях растения собраны у обнажений пестроцветных пород (подножие гор Окбель и горы Белесынык в Туркестанском хребте), где сильное засоление почвы сопровождается выходами пластов кристаллического гипса.

Gagea gypsacea Levichev sp. nov. — Bulbus 4—7 mm in diam., elongatoguttiformis, bulbillo solitario, tunicis fibrillosis, ad superficiem soli continuatis, tenuiter coriaceis, griseo-fuscis tectus, radicibus sclerenchymaticis laxе perplexus. Bulbillus semiguttiformis, radicibus sclerenchymaticis propriis laxе perplexus, in axilla folii radicalis secundi quotannis enatus, anno sequenti plerumque ger-

minans, in statu senili unacum folio radicali secundo interdum nullus. Caulis 4—8 cm altus, sectione teres, facie abaxiali latiore, centro vix fistulosus, ramosus, inter bulbillum vegetativum et bulbum succedaneum oriundus. Folia radicalia duo, inflorescentiam (primum multo superantia), 0.5—1 mm lata, filiformia, primum sectione vix canaliculato-quinquangulare lateribus convexiusculis, secundum — canaliculatum, rotundato-triangulare. Folia caulina alterna, inferius inflorescentiae medium attingens, ca 1—1.5 mm latum, subulatum, sectione angulosum, superiora decrescentia. Flores in inflorescentia pauciflora dispositi, pedicellis (fructiferis) inaequilongis, brevissimo floris terminalis primo expandentis (0.5—1.5 cm), sequentium longioribus (ad 5 cm longis). Perianthii phylla ad 12 mm longa, 1.5—2 mm lata, rotundata, ab interiore flava, ab exteriore viridia, interiora elliptica, exteriora lanceolata, breviora. Ovarium oblongum, sessile. Capsula perianthio subbrevior, oblonga. Semina plana.

Habitat in declivibus gypsaceis promontiorum subtiliter argillosis.

Т у п у s: vallis Ferganensis, ad pedem montium Okbel, 40 km secus viam Leninabad—Ascht, 1 IV 1981, I. Levichev (LE, isotypus TASH).

A f f i n i t a s. A *G. olgae* Regel pedicellis abbreviatis (floris terminalis primo expandentis brevissimo) post anthesin non elongatis, foliis radicalibus longis filiformibus, sectione difformibus, necnon tempore florendi tardiore differt.

Луковица 4—7 мм в диам., удлинненно-каплевидная, с одиночной луковичкой, покрыта серо-бурыми, тонкокожистыми, продолженными до поверхности почвы, мочалящимися оболочками, рыхло оплетена склеренхимными корнями. Луковичка полукаплевидная, рыхло оплетена собственными склеренхимными корнями, образуется ежегодно в пазухе второго прикорневого листа, обычно на следующий год трогается в рост, в сенильной стадии луковичка и второй прикорневой лист могут отсутствовать. Стебель 4—8 см выс., на срезе округлый, с более широкой абаксимальной стороной и с небольшой полостью в центре, ветвистый, выходит между замещающей луковичей и вегетативной луковичкой. Прикорневых листьев 2, превышающих соцветие (первый — намного), 0.5—1 мм шир., нитевидных, на срезе: первый — слабожелобчато-пятиугольный со скругленными гранями, второй — желобчатый, округло-треугольный. Стеблевые листья очередные, нижний достигает середины соцветия, около 1—1.5 мм шир., шиловидный, на срезе угловатый, верхние уменьшающиеся. Цветки в немногочетковом соцветии, на цветоножках разной длины; длина цветоножек (при коробочках) зависит от очередности цветения, наиболее короткая (0.5—1.5 см) у терминального, зацветающего первым цветка, у последующих длиннее (до 5 см). Листочки околоцветника до 12 мм дл., 1.5—2 мм шир., закругленные, с внутренней стороны желтые, снаружи зеленые, внутренние — эллиптические, наружные — ланцетные и несколько короче. Завязь продолговатая, сидячая. Коробочка немного короче околоцветника, продолговатая. Семена плоские (рис. 1).

Растет на мелкоземистых загипсованных склонах предгорий.

Т и п: Ферганская долина, подножие гор Окбель, 40-й км дороги Ленинбад—Ашт, 1 IV 1981, И. Левичев (LE, изотип TASH).

Р о д с т в о. От *G. olgae* Regel отличается укороченными цветоножками (самая короткая цветоножка у зацветающего первым терминального цветка), не удлиняющимися после окончания цветения, длинными, нитевидными и разными в сечении прикорневыми листьями, а также поздним цветением.

Летом 1979 г. в ореховых лесах Сары-Челекского заповедника (Восточная часть Чаткальского хребта) были собраны луковички растения, заметно отличавшегося от *G. pseudoerubescens* Pasch. В течение двух сезонов оно культивировалось в живой коллекции автора, что позволило убедиться в видовой самостоятельности собранных растений. Описываемый вид составляет с *G. pseudoerubescens* и *G. granulosa* Turcz. одну группу родства, для которой характерно опоясывающее расположение луковичек по периферии материнской луковички. В отличие от этих видов *G. davlianidzeae* Levichev имеет немногочисленные луковички, умещающиеся короткой дугой вдоль боковой поверхности луковички со стороны стебля, а также отличается крупными цветками с заостренными лепестками.

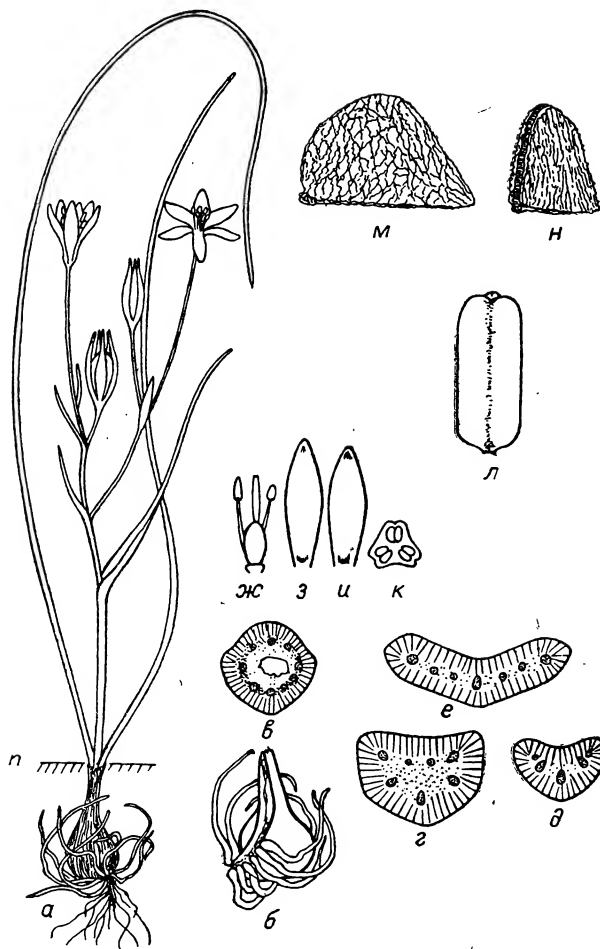


Рис. 1. *Gagea gypsacea*.

а — общий вид (п — уровень почвы), б — луковичка; в-е — поперечные срезы (в — стебля, з — первого прикорневого листа, д — второго прикорневого листа, е — нижнего стеблевого листа); ж — завязь, столбик и пыльники (справа — раскрытый, слева — нераскрытый); з, и — лепестки (з — внутренний, и — наружный); к — поперечный срез завязи; л — зрелая коробочка; м — вид на семя сбоку, справа жировой придаток; н — вид на семя со стороны жирового придатка.

***Gagea davlianidzeae* Levichev sp. nov.** — Bulbus 6—9 mm in diam., ovoideus, bulbillis cinctus, tunicis tenuiter coriaceis brunnescentifuscis tectus. Bulbilli atro-brunnei, pauci, ad dimidium bulbi occupantes, applanato-semiguttiformes, basalis reliquis major. Caulis ad 10 cm altus, sectione obtuse triangularis, breviter ramosus, inter bulbum succedaneum et bulbillum basalem oriundus. Folium radicale solitarius, inflorescentiam superans, 3—5 mm latum, lineare, in calyptram 3—5 mm longam contractum, sectione plano-canaliculatum. Folia caulina alterna; inferum inflorescentiae aequilongum, ad 8 mm latum, lineari-lanceolatum, calyptratum, sectione lineare, costa ab inferiore prominente, superiora decrescentia. Flores in inflorescentia multiflora dispositi, pedicellis longis. Perianthii phylla 7—20 (23) mm longa, ad 4 mm lata, acuminata, ab interiore flava, ab exteriori viridia, flavo-marginata, lanceolata, interiora subbreviora, sub et post anthesin elongata. Ovarium obovoideum, sessile. Capsula perianthio quadruplo brevior, superne valde dilatata. Semina teretia.

Habitat sub juglandeti velario in solo subtiliter argilloso humoso.

T y p u s: pago Parkent 22 III 1981e bulbis ab auctore Junio 1979 in reservato Sary-Czelek (Tian-Schan Occidentalis, jugum Czatkalense) lectis enatus, I. Levichev (LE).

A f f i n i t a s. A *G. pseudoerubescens* Pasch. tunicis bulbillisque brunneis, bulbillis paucis (ad dimidium bulbi cingentibus), perianthii phyllis lanceolatis longis differt.

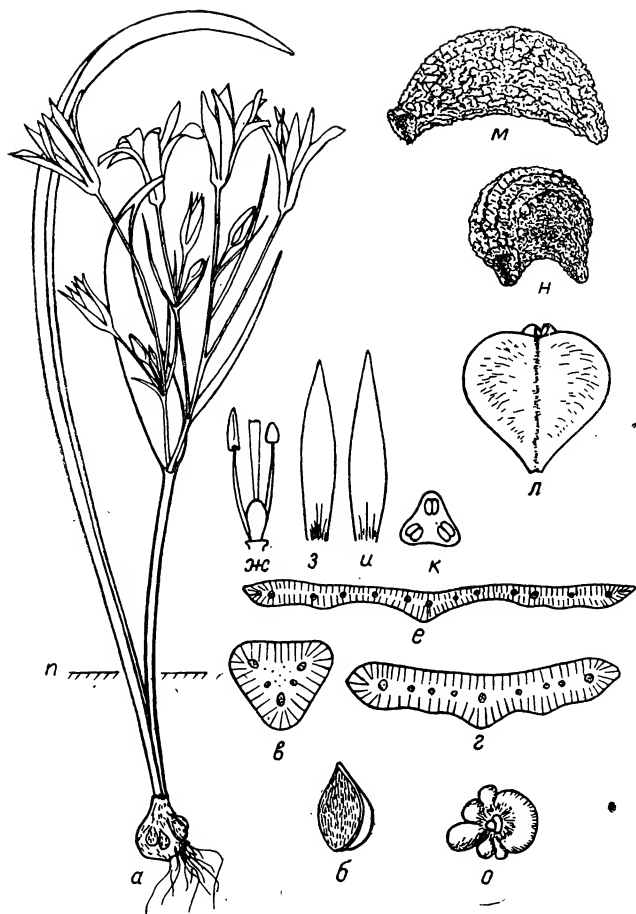


Рис. 2. *Gagea davlianidzeae*.

о — луковица с луковичками (вид сверху); остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Species monographo Gagearum caucasicarum cl. M. T. Davlianidze dedicatur.

Луковица 6—9 мм в диам., яйцевидная, с опоясывающей группой луковичек, покрытая коричнево-бурыми тонкокожистыми оболочками. Луковички темно-коричневые, немногочисленные, опоясывают не более половины окружности луковицы, уплощенно-полукалевидные, базальная крупнее остальных. Стебель до 10 см выс., на срезе тупотреугольный, коротковетвистый, выходит между замещающей луковицей и базальной луковичкой. Прикорневой лист одиночный, превышает соцветие, 3—5 мм шир., линейный, стянут в колпачок 3—5 мм дл., на срезе плоско-желобчатый. Стеблевые листья очередные; нижний равен соцветию, до 8 мм шир., линейно-ланцетный, с колпачком, на срезе линейный, с выступающим снизу ребром, верхние уменьшающиеся. Цветки в многоцветковом соцветии, на длинных цветоножках. Листочки околоцветника 7—20 (23) мм дл., до 4 мм шир., заостренные, с внутренней стороны желтые, снаружи зеленые с желтой каймой, ланцетные, внутренние несколько короче, во время и после цветения удлинняющиеся. Завязь обратнояйцевидная, сидячая. Коробочка в 4. раза короче околоцветника, сильно расширенная в верхней части. Семена вальковатые (рис. 2).

Растет под пологом ореховых лесов на гумусированных мелкоземистых почвах.

Т и п: Выращен 22 III 1981 в пос. Паркент из луковиц, собранных автором в июне 1979 г. в Сары-Челекском заповеднике (Западный Тянь-Шань, Чаткальский хребет), И. Левичев (LE).

Р о д с т в о. От *G. pseudogerubescens* Pasch. отличается коричневой окраской оболочек и луковичек, немногочисленными луковичками, опоясывающими не более половины окружности луковицы, длинными ланцетными листочками околоцветника.

Вид назван в честь монографа кавказских представителей рода *Gagea* М. Т. Давлианидзе.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 19 I 1982.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.738(47+57)

И. Г. Аревшатян

LATHYRUS VINEALIS (FABACEAE) — НОВЫЙ ВИД
ДЛЯ ФЛОРЫ СССРI. G. AREVSCHATIAN. *LATHYRUS VINEALIS* (FABACEAE) — A NEW SPECIES FOR THE
FLORA OF THE USSR

Приводится новый для флоры СССР ирано-туранский вид *Lathyrus vinealis*, собранный в трех флористических районах Армянской ССР.

Lathyrus vinealis Boiss. et Noë, 1856, in Boiss, Diagn. Pl. Gr., ser 2, 2 : 42 (секция *Orobastrum* (Taub.) Boiss.) — новый для флоры СССР вид (рис. 1), описанный из Турции по сборам М. Ноë, проводившимся им в июне 1852 г. в вилайете Элазиг. Этот ирано-туранский вид до сих пор был известен по немногочисленным экземплярам из юго-восточных районов Турции, Западного Ирана и Северного Ирака (Davis, Plitmann, 1970). При изучении неопределенных коллекций по роду *Lathyrus* L., хранящихся в гербарии Института ботаники АН АрмССР (ЕРЕ), оказалось, что данный вид неоднократно собирался на территории республики, где он произрастает в Ереванском, Дарелегизском и Мегринском флористических районах (рис. 2). Вид приурочен к сухим, щебнистым склонам нижнего и среднего горных поясов.

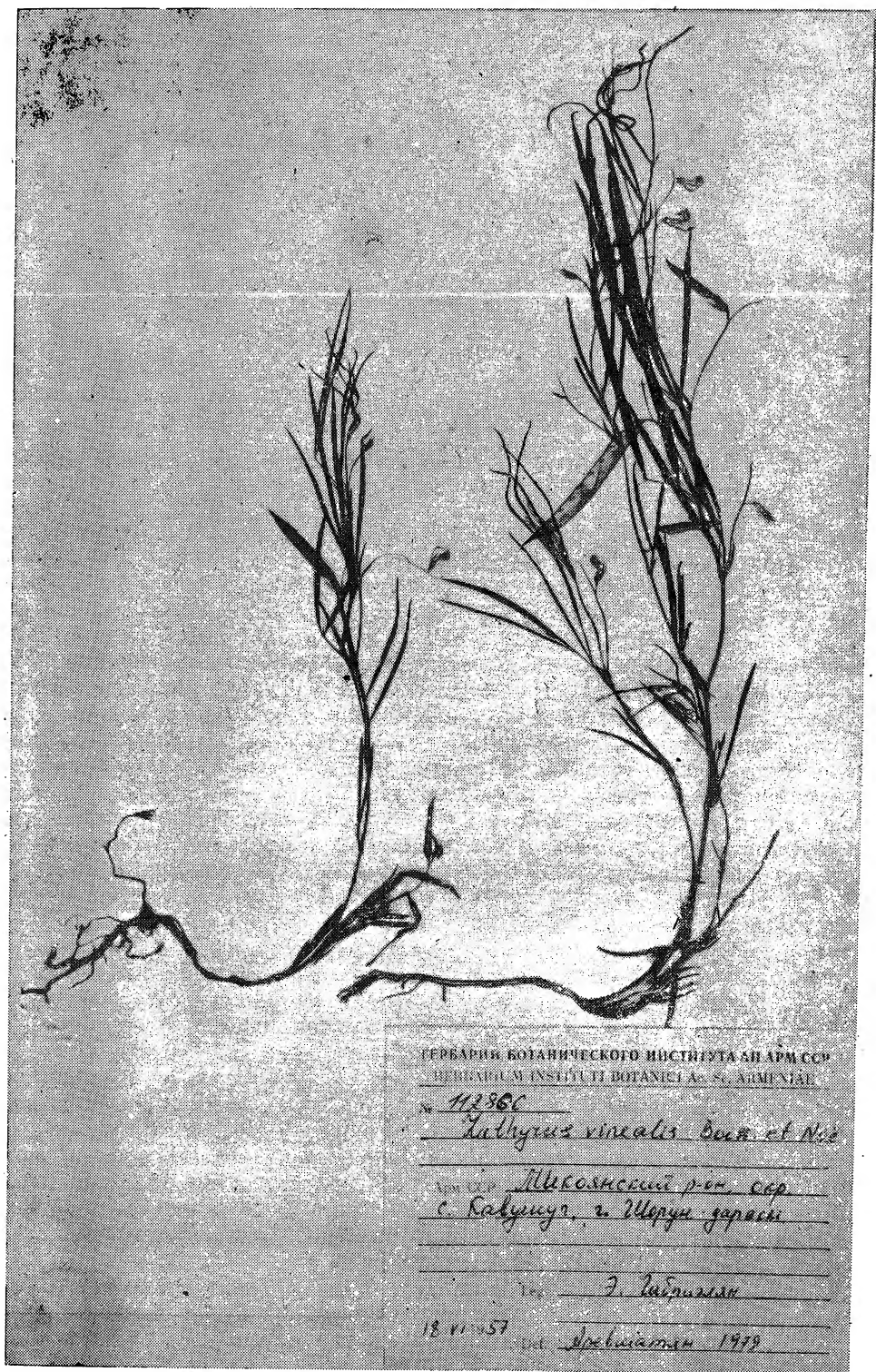
Благодаря любезно присланным I. G. Hedge из Королевского ботанического сада в Эдинбурге (Е) гербарным экземплярам этого вида мы получили возможность сравнить наши образцы с материалом из Турции и Ирана, в том числе из вилайета Элазиг. Наши экземпляры из Армении не отличаются от изученных растений.

Сборы из разных флористических районов республики указывают на закономерность находки этого вида на территории Армянской ССР. Таким образом, в ареал *L. vinealis* включается и Южное Закавказье, являющееся северной границей его распространения.

L. vinealis — однолетнее растение. Стебель тонкий, 15—40 см дл., не крылатый. Нижние листья с одной парой листочков 5—12 мм дл. и 1 мм шир., остистые, средние и верхние — из двух пар листочков 40—90 мм дл., 1—5 мм шир., также остистые, реже длинноостистые. Черешок 3—8 мм дл. Прилистники линейно-шиловидные, полустреловидные, длиннее черешка. Цветонос до 4 см дл., с сочленением, пазушный, одноцветковый, кончается длинной остью. Цветки до 13 мм дл., бледно-розовые. Чашечка 6—8 мм дл., колокольчатая; зубцы ее почти одинаковые, равны или длиннее трубки. Бобы голые, линейные, сетчатонервные. Семена до 10 штук, гладкие.

Формой и размерами двупарных листочков средних и верхних листьев, одноцветковыми цветоносами, имеющими сочленение и заканчивающимися длинной остью, а также гладкими семенами резко отличается от однолетних видов рода, произрастающих в Южном Закавказье.

Изученные образцы: Микоянский р-н, окр. с. Кавушут, гора Шорун-дарасы, 18 VI 1957, Э. Габриэлян (ЕРЕ 112 865, 112 866); Микоянский р-н, Алазское ущелье, с. Шатын, правый берег р. Элегис, южный щебнистый склон, 18 VI 1957, Э. Габриэлян, В. Аветисян (ЕРЕ 112 864, 117 785); Абовянский р-н, Гехард, выше монастыря, 1800 м, 29 V 1967, В. Манамян (ЕРЕ 112 863);



ГЕРБАРИЙ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН АРМ ССР
HERBARIUM INSTITUTI BOTANICI A. N. S. ARMENIAE

№ 112860

Lathyrus vinealis Boiss. et Not.

Арм. ССР Микоянский р-он, сев.
с. Кабукур, г. Шорун джареси

Исх. Г. Забегина

18.VI.57

дет. Арбузианян 1979.

Рис. 1. *Lathyrus vinealis*.

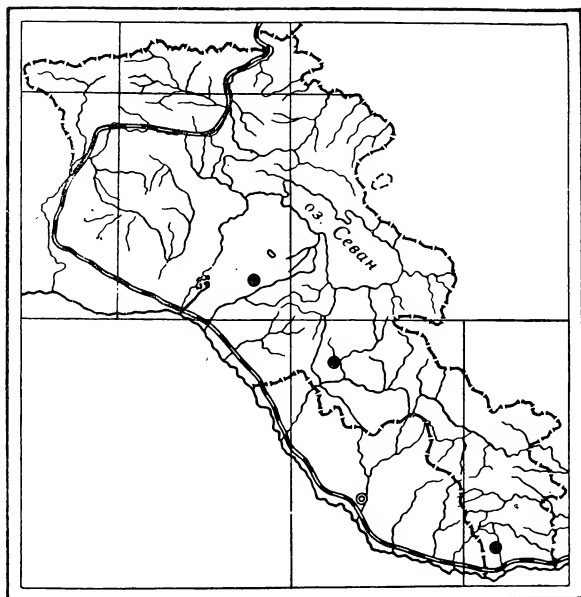


Рис. 2. Распространение *Lathyrus vinealis* в Армянской ССР.

Мегринский р-н, можжевельниковое редколесье между пос. Айгедзор и уроч. Бугакар, 13 V 1979, Э. Габриэлян (ЕРЕ 117 244, 117 245).

Дубликаты приведенных образцов хранятся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (ЛЕ), Института ботаники АН ГрузССР (ТВИ), Британского музея (BM), Эдинбургского ботанического сада (Е), Ботанического сада в Кью (К), Женевского ботанического сада (G), университета Иерусалима (HUJ).

ЛИТЕРАТУРА

Boissier E. (1856). Diagnoses plantarum orientalium novarum, ser. 2, 2. — Boissier E. (1872). Flora orientalis, 2. Genevae et Basileae. — Davis P. H., Plitmann U. (1970). *Lathyrus* L. In: Davis P. H. Flora of Turkey and the East Aegean Islands, 3. Edinburgh.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 13 IX 1982.

УДК 582.738(47 + 57)

А. К. Станкевич

LATHYRUS VINEALIS (FABACEAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

A. K. STANKEVICH. *LATHYRUS VINEALIS* (FABACEAE) — A NEW SPECIES FOR THE
FLORA OF THE USSR

Впервые для флоры СССР приводится вид *Lathyrus vinealis*. Даются его описание, ареал и родство.

В 1973 г. при флористическом обследовании Аштаракского р-на Армянской ССР нами был собран новый для флоры СССР вид чины — *Lathyrus vinealis* Boiss. et Noë. Во «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1952), «Флоре Армении» (Тамамшян, 1962) и «Флоре Еревана» (Тахтаджян, Федоров, 1972) он не упоминается. Во «Flora of Turkey» (Davis, Plitmann, 1970) приведены местонахож-

дения *L. vinealis* в юго-восточной Анатолии (Месопотамия). По Е. Boissier (1872), данный вид встречается еще в западной части Ирака и Северном Иране. До сих пор вид был обнаружен в виноградниках, в нарушенных местообитаниях, на паровых и залежных землях, в пределах 900—1300 м над ур. м. Мы нашли популяцию *L. vinealis* на довольно крутом, скалистом склоне южной экспозиции, по левому берегу глубокого каньона р. Амберд вблизи с. Анторут. На этом склоне растут низкие кустарниковые формы *Amygdalus fenzliana* (Fritsch) Lipsky, стелющийся *Cotoneaster racemiflorus* (Desf.) Booth ex Bosse, *Pyrus salicifolia* Pall., *Vicia tenuifolia* Roth и др. Вид не был найден раньше, по-видимому, ввиду труднодоступности местообитания. Гербарные образцы хранятся в Ленинграде (WIR).

Наша находка отражает крайне северное захождение вида на территорию советской Армении. Ввиду того, что *L. vinealis* выявлен впервые, считаем необходимым привести подробное описание вида и указать родство.

Lathyrus vinealis Boiss. et Noë, 1856, in Boiss., Diagn. Pl. Or., ser. 2, 2 : 42; Boiss. 1872, Fl. Or. 2 : 614; P. H. Davis and Plitmann, 1970, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 3 : 352.

Однолетнее почти голое растение. Стебли прямостоячие, гранистые, 15—40 см выс. Прилистники длинные, шиловидно-ланцетные, с длинным остроконечием у основания. Нижние листья с одной парой листочков с острием, верхние из двух пар листочков, с коротким слегка загнутым усиком; листочки линейные, длинные, 40—90 мм дл. и 1—5 мм шир. Цветоносы 1-цветковые, длиннее листовой оси, с длинной осью. Цветки около 10 мм дл. Чашечка голая, с многочисленными жилками; зубцы чашечки почти одинаковой длины, удлинено-ланцетные, превышающие трубку чашечки. Венчик грязно-розовый, длиннее чашечки. Столбик постепенно кверху расширенный, с длинным линейным рыльцем. Тычиночная трубка косо срезанная. Боб линейно-мечевидный, сплюснутый, 30—55 мм дл. и 5—6 мм шир., сетчато-жилковатый, с вытянутым и слегка загнутым носиком. Семена в числе 6—8, гладкие, сдавленные с боков, коричневые, с черными точками; рубчик маленький, эллиптический, равный $\frac{1}{10}$ окружности семени.

Описан вид из Турции (Южная Армения). Тип находится в Женеве (G).

Близким видом является *L. sphaericus* Retz., от которого *L. vinealis* отличается 2-парными (а не 1-парными) листочками верхних листьев с коротким (а не длинным) усиком, длинными цветоносами, превышающими листовую ось, более крупными бобами со слабо выраженным сетчатым жилкованием.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1952). Флора Кавказа, изд. 2-е, 5. М.; Л., Изд. АН СССР. — Тамамшян С. Г. (1962). Род *Lathyrus* L. В кн.: Флора Армении, 4. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. (1972). Флора Еревана. Л., Наука. — Boissier E. (1872). Flora orientalis, 2. Genevae et Basileae. — Davis P. H., Plitmann U. (1970). *Lathyrus* L. In: Davis P. H. Flora of Turkey and the East Aegean Islands, 3. Edinburgh.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт растениеводства им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

Поступило 25 V 1982.

А. Ш. Ибрагимов, Б. Ш. Ибрагимов, Г. М. Мамедов

ДВА НОВЫХ ВИДА ДЛЯ ФЛОРЫ НАХИЧЕВАНСКОЙ АССР

A. SH. IBRAGIMOV, B. SH. IBRAGIMOV, G. M. MAMEDOV. TWO NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE NAKHICHEVAN ASSR

Сообщается о нахождении на территории Нахичеванской АССР двух видов растений, ранее не известных в этом регионе. Приводятся краткая характеристика их географического распространения в регионе и данные по их фитоценотической приуроченности.

Во время геоботанических исследований 1979—1981 гг. выявлены два новых вида для флоры Нахичеванской АССР: *Aconitum confertiflorum* (DC.) Gayet (*A. anthora* L. γ. *confertiflorum* DC.) — западно-палеарктический вид. Распространен в Крыму, на Кавказе, в Восточной и Западной Сибири, Средней Азии и в Иране. Для Нахичеванской АССР ранее не приводился («Флора Азербайджана», 1953). Впервые собран нами 24 VIII 1979 г. на горе Кеми-Каясы, близ селений Насирваз, Урмыс и рудника Парагачай Ордубадского р-на. В последующие годы повторно был обнаружен в районе гор Каранлыг-Дара, Капуджик, Шых-Юрды и Союг Зангезурского хребта, на высоте 2600—3500 м над ур. м. Места произрастания — каменистые, каменисто-щебнистые и травянистые склоны с крутизной 45—60°.

В нижней части субальпийского пояса *A. confertiflorum* отмечен в высоко-травьях, где на некоторых участках образует мелкие пятна чистых зарослей, их высота 1.5—2 м. Местами он произрастает с *Heracleum trachyloma* Fisch. et C. A. Mey., *Doronicum macrophyllum* Fisch. ex Hornem., *Rumex alpinus* L. и др. В травостое насчитывается в среднем до 15 видов травянистых растений. Наряду с доминантами в сообществе также встречаются *Urtica dioica* L., *Lamium album* L., *Mentha longifolia* (L.) L., *Senecio othonnae* Bieb., *Lythrum salicaria* L. и др.

В альпийском поясе травостой ценоза с участием *A. confertiflorum* имеет высоту 50—60 см, площадь — от 10 до 35—40 м², проективное покрытие — 85—90%. Привлекают внимание своеобразные группировки этого вида с *Delphinium foetidum* Lomak., *Senecio taraxacifolius* (Bieb.) DC. и другими видами, среди которых единично отмечены *Aster alpinus* L., *Ranunculus caucasicus* Bieb., *Polygonum alpinum* All., *Allium vineale* L.

Урожайность *A. confertiflorum* составляет на субальпийском поясе 45—60, а в альпийском — 20—25 ц/га. Это растение содержит сильнодействующие ядовитые алкалоиды типа аконитина, применяемые в медицине.

Centaureum meyeri (Bunge) Druce (*C. pulchellum* (Sw.) Druce ssp. *meyeri* (Bunge) Tzvel.) — средиземноморско-ирано-туранский вид. Ближайшие местонахождения в Армении, где вид встречается в пределах Иджеванского, Севанского, Ереванского и Дарелегисского флористических районов («Флора Армении», 1980). Приводится для Азербайджана, Закавказья, Крыма и Средней Азии. В Нахичеванской АССР ранее не был известен. По материалам Гербария Института ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР (БАК) мы установили, что до настоящего времени на территории АзССР и Нахичеванской АССР это растение никем не наблюдалось. Впервые мы собрали растения этого вида в Нахичеванской АССР 6 VI 1981 в северо-восточной части Ильичевского р-на на галечниках р. Арпачай среди ситниковых и гребенщиковых зарослей на сырых, засоленных песчаных местах (приблизительно в 150—200 м от Арпачайского моста). *C. meyeri* находился рядом с *C. pulchellum* (Sw.) Druce и резко отличался от него своими белыми цветками и общей бледно-зеленой окраской. Повторно *C. meyeri* мы собрали 11 VI 1981 по берегам Нахичеванчя вблизи с. Ленинабад Бабекского р-на и 25 VI 1981 в окрестностях водохранилища Узуноба в 7 км от г. Нахичевань на болотистых местах. Этот вид имеет лекарственное значение («Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР», 1976).

Собранные нами гербарные образцы *Aconitum confertiflorum* и *Centaureum meyeri* хранятся в гербарном фонде Нахичеванского научного центра АН АзССР.

А т л а с ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. (1976) М., Изд. мед. лит. — Ф л о р а Азербайджана. (1953). 4. Баку, Изд. АН АзССР. — Ф л о р а Армении. (1980). 7. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван, Изд. АН АрмССР.

Нахичеванский научный центр АН АзССР,
Нахичевань.

Поступило 24 XI 1981.

УДК 581.9 (571.63)

Г. А. Белая

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ УССУРИЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

G. A. B E L A J A. NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSURIYSK RESERVE

Приводятся 8 новых для Уссурийского заповедника видов сосудистых растений.

Уссурийский заповедник расположен в Уссурийском и Шкотовском районах в южной части Приморского края (зона хвойно-широколиственных лесов) и имеет площадь 40 432 га. Уссурийская тайга здесь сохранилась почти в девственном виде и этим привлекала внимание исследователей.

До 1978 г. флора сосудистых растений Уссурийского заповедника была представлена в трех основных работах: Д. П. Воробьев с соавторами (1936), О. Д. Форш (1970), С. С. Харкевич (1977). Список сосудистых растений в первой работе насчитывал 565 видов. Несколько видов, не вошедших в эту сводку, упоминается в работах Я. Я. Васильева (1938) и З. И. Лучник (1938). Форш увеличила список растений заповедника на 70 видов. Вышедшая в 1978 г. монография «Флора и растительность Уссурийского заповедника» под редакцией Харкевича способствовала углубленному изучению этой эталонной территории южно-уссурийской тайги. В этой сводке проанализированы все имеющиеся работы по флоре заповедника, названия видов приведены в соответствие с современным состоянием и нормами систематики, дан список сосудистых растений, насчитывающий 825 видов.

В результате ботанических исследований в 1979—1982 гг. было выявлено 8 новых видов растений для флоры Уссурийского заповедника.¹

Aegopodium henryi Diels. Шкотовский р-н, Уссурийский заповедник, долина р. Корявая падь, 15 VI 1979, В. Л. Морозов.

Allium ochotense Prokh. Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, водораздельный хребет ключа Осетинского и пади Артемовской, на границе заповедника, сырой кедрово-широколиственный лес, 12 V 1982, В. М. Косухин.

Geranium davuricum DC. Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, на обочине дороги недалеко от слагбаума № 1, 15 VIII 1979, Г. А. Белая.

Heteropappus meyndorffii (Regel et Maack) Kom. Шкотовский р-н, Уссурийский заповедник, гора Змеиная, южный склон, 7 IX 1979, В. Л. Морозов, Г. А. Белая.

Potentilla argentea L. Шкотовский р-н, Уссурийский заповедник, долина р. Суворовки, 20 VII 1979, В. Л. Морозов.

Thlaspi arvense L. Шкотовский р-н, Уссурийский заповедник, у кордона «Аникина падь», на обочине дороги, 9 VII 1981, Л. А. Федина.

Turczaninowia fastigiata (Fisch.) DC. Шкотовский р-н, Уссурийский заповедник, кустарниковые заросли у трассы, 15 VIII 1979, Г. А. Белая.

Цитированные выше образцы переданы в Гербарий Главного ботанического сада АН СССР (г. Москва).

В результате изучения флоры горы Змеиной, расположенной в новой части заповедника и отличающейся выходами карбонатных обнажений, был опубли-

¹ Названия растений приводятся по «Сосудистым растениям СССР» (Черепанов, 1981).

кован список растений (Верхолат, 1980), который содержит 83 вида. Из этого списка флора заповедника пополнилась одним новым видом: *Gastrolychnis brachypetala* (Hornem.) Tolm. et Kozhancz. Последний в работе В. П. Верхолат приводится под названием *Melandrium brachypetalum* (Hornem.) Fenzl. Собранный Верхолат гербарий хранится в Дальневосточном государственном университете.

Из указанных Воробьевым с соавторами (1936) видов нами найден *Rumex crispus* L., являющийся редким для флоры заповедника: Уссурийский р-н, Падь Турова, на поляне у дороги, 11 VII 1979, Г. А. Белая. Образец передан в Гербарий Главного ботанического сада АН СССР.

Таким образом, флора Уссурийского заповедника пополнилась 8 сосудистыми растениями и составляет сейчас 833 вида. Окончательно видовой состав сосудистых растений не выявлен. Наряду с адвентивными растениями, проникающими на территорию заповедника в результате антропогенного воздействия, можно ожидать пополнения списка автохтонными видами, характерными для основных типов растительности заповедника.

Автор выражает искреннюю благодарность В. Н. Ворошилову за помощь при определении гербария.

ЛИТЕРАТУРА

В а с и л ь е в Я. Я. (1938). Лесные ассоциации Супутинского заповедника Горно-таежной станции. Тр. Горно-таеж. ст. ДВФ АН СССР, 2, Владивосток. — В е р х о л а т В. П. (1980). Флора известняковых обнажений юга Приморья. В кн.: Ботанические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток. — В о р о б ь е в Д. П., К у р е н ц о в а Г. Э., Л у ч н и к З. И., С а м о й л о в а Т. В., С к и б и н с к а я А. М. (1936). Материалы к флоре заповедника Горно-таежной станции ДВФ АН СССР. Тр. Горно-таеж. ст. ДВФ АН СССР, 1. — Л у ч н и к З. И. (1938). Кормовые растения южно-уссурийской тайги. Тр. Горно-таеж. ст. ДВФ АН СССР, 2. — Ф л о р а и растительность Уссурийского заповедника. (1978). М. — Ф о р ш О. Д. (1970). Новые виды для флоры Супутинского заповедника. Бот. ж., 55, 6. — Х а р к е в и ч С. С. (1977). Флора. В кн.: Б р о м л е й и др. Растительный и животный мир Уссурийского заповедника. М. — Ч е р е п а н о в С. К. (1981). Сосудистые растения СССР. Л., Наука.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 25 V 1982

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) : 581.9

В. Т. Ярмишко

ПРИБОР ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ ШИРИНЫ
ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ДЕРЕВЬЕВ

V. T. YARMISHKO. A DEVICE FOR MEASURING GROWTH RINGS IN TREES

Предлагаются простое приспособление для подготовки образцов древесины к анализу и прибор-дендрометр, сконструированный на базе стереоскопического микроскопа МБС-1, для измерения ширины годичных колец деревьев. Описывается методика исследований годичных колец на этих приборах. ■

Годичные кольца деревьев являются важными биологическими показателями и ценными источниками информации. Практически при любых научных исследованиях в лесных сообществах необходим анализ ширины и погодичной изменчивости годичных колец.

Вопросам изучения годичных колец деревьев большое внимание уделяет Т. Т. Битвинскас (1974). Он сконструировал на основе микроскопа МБС-1 специальный прибор. Измерение ширины годичных колец этим прибором осуществляется путем сопоставления микрошкалы с образцом древесины. Некоторое неудобство при работе с прибором заключается в том, что отсчеты микровинтов приходится переводить в абсолютные меры. В Латвийском научно-исследовательском институте лесохозяйственных проблем сконструирован прибор для измерения ширины годичных колец, который можно использовать как для работы с образцом в виде древесного спила, так и при измерении цилиндриков древесины (Битвинскас, 1974). В этом приборе поставлен электронный счетчик импульсов, фиксирующий на шкалах в цифровом выражении данные измерения ширины годичных колец с точностью до ± 0.01 мм.

Для измерения размеров клеток внутри годичных колец Е. А. Ваганов и И. А. Терсков (1978) создали установку, принцип работы которой заключается в преобразовании радиальных размеров клеток при автоматическом равномерном перемещении образца под оптическим прицелом микроскопа в треугольные импульсы напряжения, регистрируемые потенциометром на диаграммной ленте.

Известен также прибор для измерения ширины годичных колец, сконструированный в Швеции Б. Эклундом. Прибор состоит из трех основных частей: стереоскопического микроскопа, электрического импульсопередаточного механизма и суммирующего устройства, фиксирующего ширину измеренных годичных колец.

Большой интерес вызывают денситометрические приборы, сконструированные в лесном центре Нанси во Франции (Polge, 1966). С помощью таких приборов можно измерять не только относительную ширину годичных колец, но и определять зону ранней и поздней древесины по ее плотности.

Большинство этих приборов, к сожалению, мало доступны широкому кругу исследователей. Кроме того, они в основном стационарны и используются лишь в лабораторных условиях. Если добавить к тому же, что во многих случаях (выпадение годичных колец или их части, двойные, а также очень узкие и неясные кольца и др.) необходим вооруженный глаз исследователя, то становится вполне понятной необходимость совершенствования методов и конструирования новых приборов для анализа годичных колец деревьев применительно к объектам и условиям исследований.

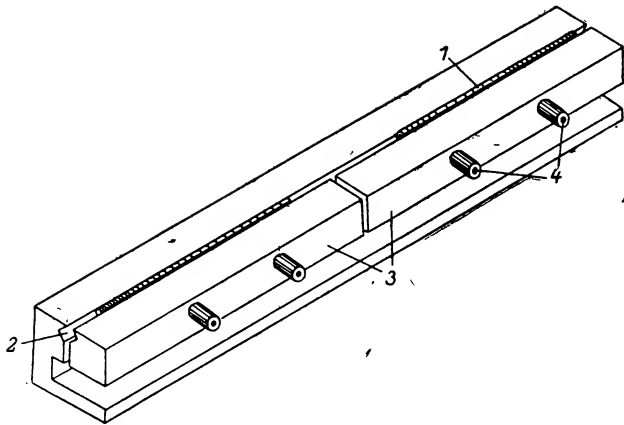


Рис. 1. Приспособление для подготовки древесных образцов к анализу.

В процессе изучения влияния атмосферных загрязнений на древесную растительность мы сконструировали два приспособления для анализа годичных колец деревьев.

При подготовке образцов древесины (кернов), отобранных возрастным буравом к измерению, мы используем простое приспособление (рис. 1) для зажима и последующей зачистки образцов. Оно состоит из пластин и винтов для зажима. Принцип работы на этом приспособлении заключается в следующем. Образец древесины 1 помещаем в паз 2 приспособления и зажимаем пластинами 3 с помощью винтов 4 таким образом, что он выступает над поверхностью прибора на 1—1.2 мм. Затем острозаточенным инструментом (нож, бритва и т. п.) производим срез выступающей части образца. Здесь уместно подчеркнуть, что влажные образцы древесины легко и хорошо зачищаются, срезы имеют ровную без шероховатостей поверхность с четко различимыми границами годичных колец.

При длительном хранении керны теряют свою естественную влажность, становятся довольно твердыми и подготовка их к анализу имеет определенные сложности, поэтому такие образцы перед зачисткой целесообразно опустить на 15—20 мин в кипящую воду. По мере подсыхания подготовленную поверхность образцов рекомендуется смачивать спиртово-глицериновой смесью.

Для измерения ширины годичных колец древесных растений мы сконструировали на базе стереоскопического микроскопа МБС-1 специальный прибор-дендрометр (рис. 2). Он состоит из предметного столика 1, ячейки для образцов (кернов) 2, микрометрического винта 3, основания 4, нониуса 5, деленного на 100 равных частей (параметры микрометрического винта и нониуса рассчитаны таким образом, что одно деление на нониусе соответствует 0.01 мм), ручки вращения всей подвижной системы 6, узла крепления к микроскопу 7, миллиметровой шкалы 8.

Методика измерений ширины годичных колец деревьев на этом приборе состоит в следующем. Вначале производится совмещение шкалы микроскопа с образцом древесины, расположенным в ячейке 2 или вместе с приспособлением (рис. 1) на столике 1. Совместив шкалу микроскопа с границей последнего (внешнего) годичного кольца, производим отсчет на нониусе 5. Затем ручкой 6 приводим в движение нониус и перемещаем предметный столик с образцом до совмещения микрошкалы с границей следующего кольца или его части (границей между ранней и поздней древесиной) и производим второй отсчет. Разница в отсчетах и представляет собой ширину годичного кольца или искомой его части, выраженную в миллиметрах. Конструкция прибора позволяет производить измерение ширины годичных колец с точностью до 0.01 мм. При анализе относительно узких годичных колец (до 1 мм) отсчеты снимаются только на нониусе, а при ширине их более 1 мм рекомендуется пользоваться как нониусом 5, так и миллиметровой шкалой 8.

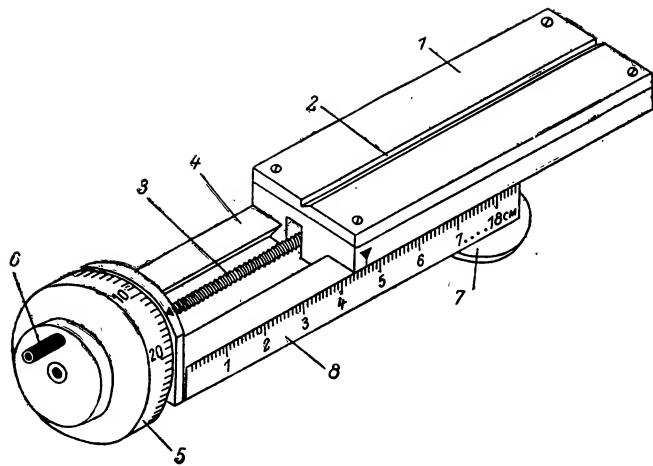


Рис. 2. Прибор-дендрометр для измерения ширины годичных колец древесных образцов, сконструированный на базе микроскопа МБС-1.

Вышеописанный прибор мы использовали для измерения ширины годичных колец на образцах в виде кернов и древесных спилов, а также при исследовании физиологически активной части корневых систем и других органов растений. Простота конструкции и надежность приборов в работе позволяют применять их с одинаковым успехом как в лабораторных, так и в полевых условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Битвинская Т. Т. (1974). Дендроклиматические исследования. Л., Гидрометеопиздат. — Ваганов Е. А., Терсков И. А. (1978). Исследования распределения клеток по размерам годичных колец. В кн.: К 3-й Всес. конф. по дендроклиматол. Дендроклиматическ. исслед. в СССР, 1978. Тез. докл. Архангельск. — P o l g e Н. (1966). Deux exemples d'utilisation des courbes de variation de la densite du bois pour les études de physiologie de l'arbre. Bul. Soc. Bot. France, 114.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Получено 18 XII 1982.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (47+57)

АЛЕКСАНДРА ВЛАДИМИРОВНА КУМИНОВА

E. I. LAPSHINA, G. G. PAVLOVA. ALEXANDRA VLADIMIROVNA KUMINOVA

В 1981 г. отмечались 70-летие Александры Владимировны Куминовой — ведущего сибирского геоботаника, профессора, доктора биологических наук, заведующей лабораторией геоботаники Центрального Сибирского ботанического сада СО АН СССР и 45 лет ее научной, педагогической и общественной деятельности.

А. В. родилась 6 XI 1911 в г. Ишиме Тюменской обл. в семье служащего. Среднее образование она получила в г. Томске, в 1929 г. поступила в Томский университет, который закончила в 1934 г. по специальности геоботаника. К ботанике А. В. приобщилась рано. Еще до поступления в университет она принимала участие в экспедициях, проводимых под руководством известного ботаника Сибири В. В. Ревердатто. Эти первые экспедиции навсегда определили научные интересы А. В. и весь ее дальнейший жизненный путь.

В 1931 г. еще будучи студенткой. А. В. в составе экспедиционного отряда университета самостоятельно провела ботаническое изучение сенокосов и пастбищ в районах Забайкалья. Затем последовали одна за другой экспедиции уже под ее руководством по изучению растительности с целью выявления кормовых ресурсов на о. Ольхон, в Алданском р-не Якутии, в Читинской обл. К окончанию университета А. В. была квалифицированным геоботаником с солидным опытом полевых работ и наклонностями пытливого исследователя. Она была оставлена в аспирантуре при кафедре геоботаники, которой заведовал профессор В. В. Ревердатто. Проходя аспирантскую подготовку, А. В. одновременно работала на кафедре ассистентом (1935—1938 гг.). К этому времени относятся и первые публикации А. В. в трудах Томского государственного университета: «Очерк растительности Алданского района Якутской АССР» (1936), «Степи Забайкалья и их место в ботанико-географическом районировании Даурии» (1938). Эти работы используют различные специалисты и в настоящее время.

В 1937 г. А. В. возглавила экспедицию в Центральные Саяны, где изучала высокогорную растительность хребтов Мирского и Араданского, степей Усинской котловины. Тема кандидатской диссертации А. В., которую она защитила в 1940 г., — растительность Читинской обл.

В 1938 г. А. В. переезжает в Новосибирск, где ведет педагогическую работу в Сельскохозяйственном институте, Топографическом техникуме и Институте инженеров геодезии, аэрофотосъемки и картографии, читая курсы ботаники, луговедения, геоботаники, геоморфологии, методики геоботанических исследований. В 1944 г. ей присваивается звание доцента.

С момента организации Западно-Сибирского филиала АН СССР в г. Новосибирске (1944 г.) начинается новый период в научной жизни А. В., связанный с руководством лабораторией геоботаники, созданной ею в Биологическом институте филиала. С 1960 г. эта лаборатория находится в составе Центрального Сибирского ботанического сада СО АН СССР. С первого же года существования лаборатории А. В. организует геоботанические экспедиции, и под ее руководством начинается планомерное изучение растительности разных районов Сибири с широким использованием картографического метода.

В 1945—1947 гг. А. В. с сотрудниками лаборатории занимается изучением растительности Кемеровской обл., результатом чего явились монография «Растительность Кемеровской области» (1949) и карта растительности всей области.

Наибольшую известность А. В. принесли многолетние исследования растительного покрова Горного Алтая, сначала рекогносцировочные (1948 г.), а затем маршрутно-детальные (1950—1955 гг.). На всю территорию этой обширной горной страны были впервые составлены геоботанические карты разных масштабов, большая часть которых выполнена непосредственно А. В. За итоговую работу «Растительный покров Алтая» в 1959 г. А. В. была присуждена ученая степень доктора биологических наук. В 1960 г. монография «Растительный покров Алтая» вышла в свет и стала настольной книгой для всех, интересующихся природой этой горной страны.

Изучение растительного покрова А. В. всегда связывает с интересами народного хозяйства. Ее многочисленные статьи и научно-производственные отчеты с анализом состояния естественных кормовых угодий отдельных хозяйств и районов Горного Алтая и рекомендациями по их рациональному использованию и улучшению хорошо известны работникам сельского хозяйства и научно-исследовательских учреждений Сибири, имеют большую практическую ценность и широко используются.

С 1960 по 1975 г. под руководством А. В. и при непосредственном ее активном участии работала многочисленная геоботаническая экспедиция по изучению растительного покрова территории юга Красноярского края (Алтае-Саянской горной системы, Канской и Минусинской котловин). Научные результаты этих исследований опубликованы в коллективных монографиях «Растительность правобережья Енисея» (1971), «Растительный покров Хакасии» (1976), «Природные сенокосы и пастбища Хакасской А. О.» (1974) и в двух тематических сборниках. А. В. является автором основных статей и редактором этих трудов. Практическим выходом научных исследований служат материалы по изучению естественных кормовых угодий и разработанные рекомендации по их рациональному использованию и улучшению, переданные в 150 хозяйств края.

В последующие годы (1976—1981) интересы А. В. были обращены к изучению растительного покрова Тувинской котловины и ее горного обрамления. Результаты этих исследований обобщены на многолистных картах растительности и страницах коллективных монографий «Растительные сообщества Тувы» (1982) и «Растительный покров Тувы», подготовленной к публикации.

За 40 лет лаборатория геоботаники, возглавляемая А. В., стала одной из ведущих ботанических организаций в Сибири. В 1967 г. лаборатория активно включилась в проведение исследований по Международной биологической программе (МБП), с 1975 г. продолжают работы по темам Международной программы Юнеско «Человек и биосфера».

А. В. Куминова — талантливый исследователь природы с широкой эрудицией и разносторонними научными интересами. По инициативе и при участии А. В. создан гербарий дикорастущей флоры Сибири, многотысячная коллекция которого составляет основу гербария Центрального Сибирского ботанического сада. В настоящее время она много внимания уделяет вопросам охраны растительного покрова Сибири, тесно увязывая их с задачей рационального использования растительных ресурсов.

А. В. — автор более 100 печатных работ, в которых нашли отражение различные аспекты ее научной деятельности. Она много внимания уделяет подготовке аспирантов, вырастила большую группу успешно работающих геоботаников. А. В. много лет занималась и педагогической деятельностью: в последние годы (1970—1980) читала курс ботаники и экологии растений в Новосибирском государственном университете.

Разнообразна общественная деятельность А. В. Куминовой. С 1948 г. она член Всесоюзного ботанического и Всесоюзного географического обществ, активно работает в президиуме Новосибирских отделов. А. В. — член КПСС с 1949 г., ряд лет избиралась секретарем партийной организации Биологического института и Центрального Сибирского ботанического сада, руководила лекторской группой, является заместителем председателя специализированного Ученого Совета по защите докторских диссертаций.

А. В. Кумина много времени отдает организации геоботанических исследований Сибири и координации работы научных учреждений этого профиля. Она член объединенного Совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира».

Заслуги А. В. Куминой в развитии ботаники в Сибири отмечены правительственными наградами и почетными грамотами Президиума АН СССР, Новосибирского и Горно-Алтайского облисполкомов и обкомов КПСС и многочисленными поощрениями в приказах.

А. В. Кумина находится в расцвете творческих возможностей и в полную силу трудится в области ботанической науки. Здоровья, новых интересных экспедиций, радости в любимом труде желают Александре Владимировне все ее многочисленные друзья и ученики.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. В. КУМИНОЙ

1936. Очерк растительности Алданского района Якутской АССР. Тр. Томск. гос. унив., 90 : 1—56.

1938. Степи Забайкалья и их место в ботанико-географическом районировании Даурии. Тр. Биол. инст. при Томск. унив., 5 : 87—130.

1939. Два новых вида растений из Сибири. Систем. зап. по материалам гербария при Томск. унив., 1—2 : 1—3.

1941. Сенокосная база Алдана и пути ее развития. Тр. Новосиб. с.-х. инст. : 229—237.

1942. Ботанико-географическое районирование Читинской области. Тр. науч. конф. по изучению производ. сил Сибири, 3. Томск : 177—201.

1945. Растительность Баевского района Алтайского края (Кулунда). В кн.: Тез. докл. конф. молодых ученых. Новосибирск : 32—34.

1946. Альпийская область Центрального Саяна (хребты Мирской и Араданский). Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 2 : 3—31.

Липа в Сибири. Сибирские огни, 4 : 133—135.

Растительность Кызыр-Казырского междуречья. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 1 : 53—64.

1947. Растительность Новосибирской области. В кн.: Растительность и животный мир Новосибир. обл. Новосибирск : 5—11.

Степи бассейна р. Ус в Центральных Саянах. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 2 : 37—46.

1948. Естественно-историческое районирование Кемеровской области. В кн.: Тез. докл. III сессии Зап.-Сиб. фил. АН СССР. Новосибирск : 16—20.

О природе Кузбасса. Ландшафты Кемеровской области. Липовый остров. Изв. Новосиб. отд. ВГО. Новосибирск : 1—29.

1949. Весенняя фаза развития липового леса в Кузнецком Алатау. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 1 : 11—18.

Растительность Кемеровской области. Новосибирск, Изд. Зап.-Сиб. фил. АН СССР. 167 с. Степи Сибири. Новосибирск, ОГИЗ. 72 с. (Совместно с Е. В. Вандакуровой).

1951. К современному состоянию липового леса в Кузнецком Алатау. Тр. Томск. унив., сер. биол., 116 : 181—186.

1953. Дикорастущие полезные растения Кемеровской области. Кемерово, Обл. изд. : 1—66.

По Горному Алтаю. Барнаул, Алтайск. кн. изд. 184 с.

Пути развития кормовой базы животноводства Горного Алтая. В кн.: Материалы совещ. при Кирг. фил. АН СССР по проблеме «Создание прочной кормовой базы для животноводства». Тез. докл. Фрунзе : 95—101.

Сорные и ядовитые растения Кемеровской области. Кемерово, Кузбасс : 1—61.

1956. Высокогорная растительность хребта Иолго (Северный Алтай). Тр. Биол. инст. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 2 : 237—257.

Естественные кормовые угодья Горно-Алтайской автономной области. Там же : 9—69.

Некоторые вопросы правильного использования и улучшения сенокосов и пастбищ Горного Алтая. Там же : 135—159.

Пастбища Усть-Канского аймака Горно-Алтайской автономной области. Там же : 389—397.

Природное микрорайонирование Усть-Канского аймака. Там же : 335—361.

Растительность и кормовые угодья северо-западных предгорий Алтая. В кн.: Десятая отчетная научная сессия Зап.-Сиб. фил. АН СССР. Тез. докл. Новосибирск : 250—253.

Резервы кормовых угодий в Горном Алтае. В кн.: Освоение целинных и залежных земель в 1954 г. Материалы совещания при АН СССР по итогам и перспективам науч.-иссл. работ в области освоения целинных земель. М. : 317—321.

1957. Геоботаническое районирование Горного Алтая. В кн.: Докл. VII науч. конф., посвященной 40-летию Великой Октябрьской социалистической революции (Томск. унив.), 3. Томск : 93—94.

Итоги работ по геоботаническому картированию Алтая. В кн.: Объединенная научная сессия Вост.-Сиб. фил. АН СССР, Всесоюзной академии с.-х. наук. Тез. докл. Иркутск : 1—3. (Совместно с Е. И. Лапшиной).

Островные степи Алтая. Там же : 97—98.
Пути развития естественной кормовой базы в Новосибирской области. В кн.: Тез. докл. XI отчетной науч. сессии Зап.-Сиб. фил. АН СССР. Новосибирск : 161—164. (Совместно с Т. А. Вагиной).

Растительный покров Горного Алтая как естественная кормовая база животноводства. Тр. Томск. унив., 141 : 30—35.

Телецкий рефугиум третичной растительности. Изв. Вост. фил. АН СССР, 2 : 104—108.
1959. Итоги и перспективы геоботанических исследований в Западной Сибири. В кн.: Материалы I совещ. географов Сибири и Дальнего Востока. Тез. докл. Иркутск : 58—61.

О выполнении плана исследований на лесостепном стационаре в Западной Сибири. В кн.: Материалы I сессии науч. совета по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.; Л. : 33—35.

О классификации растительности горных стран на примере Алтая. В кн.: Материалы по классификации растительности Урала. Тез. докл. Свердловск : 64—67.

Пути формирования растительного покрова Алтая. В кн.: Докл. и тез. докл. на науч. конф. «Природа и природные ресурсы Алтайского края». Бийск : 79—80.

1960. Геоботаническое картирование в работах по комплексному изучению кормовой базы в колхозах. В кн.: Картография растительного покрова. Тез. докл. на совещ. по вопросам картографии растительности. М. : 115—117.

Кормовая база для овцеводства в районах Горного Алтая. В кн.: Вопросы развития земледелия и животноводства на Алтае. Тр. Особ. компл. эксп. по землям нового с.-х. освоения. М. : 114—124.

Некоторые итоги и перспективы геоботанической картографии в Западной Сибири. В кн.: Картография растительного покрова. Тез. докл. на совещ. по вопросам картографии растительности. М. : 137—139.

Растительный покров Алтая. Новосибирск, Изд. СО АН СССР. 450 с.

Эколого-географический анализ флоры Алтая. В кн.: Вопросы ботаники, 3. Л. : 58—62.

1961. Краткий очерк растительности Новосибирской области. В кн.: Растительные богатства Новосибирской области. Новосибирск : 7—119.

Стационарные геоботанические исследования в Западной Сибири. В кн.: Материалы Казах. конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.; Л. : 217—231.

1962. Ботанико-географические исследования в центральной части Красноярского края. В кн.: Материалы II науч. совещ. географов Сибири и Дальнего Востока. Секц. биогеографии. Тез. докл. Владивосток : 45—47.

Геоботаническое картирование в работах по комплексному изучению кормовой базы колхозов и совхозов. В кн.: Принципы и методы геобот. картограф. М.; Л. : 131—138.

Растительный мир Сибири как производительная сила и перспективы его освоения. Изв. СО АН СССР, 10 : 91—99. (Совместно с К. А. Соболевской).

1963. Алтайско-Саянское нагорье. В кн.: Природные условия и естественные ресурсы СССР. Западная Сибирь. М., Изд. АН СССР : 417—449.

Геоботаническое районирование юго-востока Западно-Сибирской низменности. Тр. Центр. Сиб. бот. сада, 6 : 35—62. (Совместно с Т. А. Вагиной и Е. И. Лапшиной).

Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР : 438—461.

Основные закономерности распределения растительного покрова в юго-восточной части Западно-Сибирской низменности. Тр. Центр. Сиб. бот. сада, 6 : 7—34.

Растительность. В кн.: Западная Сибирь. М. : 195—229. (Совместно с В. В. Ревердатто и Л. Н. Соболевым).

Суходольные дуга Приобья. Тр. Центр. Сиб. бот. сада, 6 : 285—305. (Совместно с М. П. Митрофановой).

1964. Долины Центрального Алтая. В кн.: Картины природы нашей родины. М., Просвещение : 217—218.

Формирование растительного покрова на отвалах драги. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 12, 3 : 91—95.

Характерные черты растительного покрова северной части Канской и Красноярской лесостепи. В кн.: Растительный покров Красноярского края, 1. Новосибирск, Изд. СО АН СССР : 5—22.

1965. Поясность растительности западной части Восточного Саяна. В кн.: Растительный покров Красноярского края, 2. Новосибирск, Изд. СО АН СССР : 5—23.

1966. Структурные особенности черневой тайги Алтайско-Саянской геоботанической провинции. В кн.: Материалы X междунар. бот. конгресса. Эдинбург.

1968. Инвентаризация растительного покрова и учет природных растительных ресурсов. В кн.: Совещ. по вопросам изучения и освоения растительных ресурсов СССР. Тез. докл. Новосибирск : 189—190.

Некоторые вопросы изучения растительного покрова в связи с работами по Международной биологической программе. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 5, 1 : 9—13.

1969. Вопросы рационального использования растительности района Красноярской и Саяно-Шушенской ГЭС. В кн.: Природные условия перспективных районов освоения в Сибири. Новосибирск, Кн. изд. : 65—79.

Горный Алтай. Земля Сибирская, Дальневосточная, 2 : 53—55.

Итоги изучения растительности Алтайского края за годы советской власти. Изв. Алтайск. отд. Геогр. общ. СССР, 10 : 3—12.

The Altai-Sajanskai geobotanikal district. В кн.: Материалы XI междунар. бот. конгресса. Сياتл, США : 118.

1970. Геоботанические исследования при изучении природных условий района В кн.: Проблемы комплексного изучения географического района и методика краеведческой работы в школе. Новокузнецк : 7—11.

Дробное геоботаническое районирование горнотаежных территорий (на примере восточной части Западного Саяна). Докл. Инст. географии Сибири и Дальнего Востока, 25 : 57—61.

Использование геоботанических карт при организации кормовой базы животноводства. В кн.: Крупномасштабное картирование растительности. Новосибирск : 157—167.

Лука и пастбища юга Красноярского края. Земля Сибирская, Дальневосточная, 1 : 34—36.

Растительность и растительные ресурсы Шушенского района Красноярского края. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 10, 2 : 3—14.

1971. Задачи дальнейшего изучения растительного покрова Горного Алтая. В кн.: Природа и природные ресурсы Горного Алтая. Горно-Алтайск : 144—152.

Материалы к сравнительному анализу каменистых степей Хакасии и Алтая. В кн.: Геоботанич. исслед. в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, Изд. СО АН СССР : 125—131. (Совместно с Т. Г. Ламановой).

Основные итоги изучения растительного покрова правобережья Енисея. В кн.: Растительность правобережья Енисея. Новосибирск, Наука : 3—20.

Природные сенокосы и пастбища Сибири и вопросы их рационального использования. В кн.: Геоботанич. исслед. в Западной и Средней Сибири. Новосибирск. Изд. СО АН СССР : 265—279.

Продуктивность естественной травяной растительности в фитоценозах Восточного Саяна. В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., Наука : 65—70. (Совместно с Г. А. Зверевой).

Сохранить генофонд современной флоры. В кн.: Охрана растительности и проблема озеленения. Новосибирск : 4—15.

Четверть века лабораторий геоботаники. В кн.: Геоботанич. исслед. в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, Изд. СО АН СССР : 3—16.

1973. Формирование геоботанических комплексов на стыке подтаежных и лесостепных районов Приобья. В кн.: Растительность Приобья и ее хозяйственное использование. Новосибирск : 79—97.

Характерные черты Алтайско-Саянской геоботанической области. Изв. Томск. отд. ВБО, VI. Томск : 23—34.

1974. Дифференцированные ареалы фитоценозов. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 45 : 32—38.

Естественные сенокосы и пастбища Сибири и вопросы их рационального использования. В кн.: Земельные ресурсы Сибири. Новосибирск, Наука : 79—80.

Классификация растительности и дробное геоботаническое районирование. Тез. докл. IV Всес. совещ. по классификации растительности. Львов : 31—33.

Природные сенокосы и пастбища Хакаской АО. Новосибирск, Наука. 298 с. (Совместно с Г. А. Зверевой, Э. А. Ершовой, Т. Г. Ламановой, Н. В. Логутенко, Ю. М. Маскаевым, Э. Я. Нейфельд, Г. Г. Павловой, В. П. Седельниковым, М. Г. Танзыбаевым).

1975. Картирование растительности в целях экологического районирования. В кн.: Геоботаническое картирование. Л. : 73—75.

О названии растений и растительных сообществ. Бот. ж., 60, 1 : 145—147.

Растительный мир Сибири (направления и задачи исследований). В кн.: Природные ресурсы Сибири. Новосибирск, Наука : 88—101.

Растительные ресурсы Алтайского края. В кн.: Охрана, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Алтайского края. Барнаул : 206—208.

Структура растительного покрова Хакасии. В кн.: Тез. докл. XII Междунар. бот. конгресса. Л., Наука : 189—190.

Типы пастбищ Горного Алтая. В кн.: Резервы кормопроизводства Горного Алтая. Горно-Алтайск, Алтайск. кн. изд. : 70—83.

1976. Н. К. Рерих и растительный мир. В кн.: Рериховские чтения. Новосибирск : 106—111.

Растительный покров Хакасии. Новосибирск, Наука. 424 с. (Совместно с Г. А. Зверевой, Т. Г. Ламановой, Ю. М. Маскаевым, Э. Я. Нейфельд, Г. Г. Павловой, В. П. Седельниковым).

1977. Растительный покров Западной и Средней Сибири. В кн.: Сибирское отделение АН СССР за 20 лет. Фундаментальные исследования. Биол. науки. Новосибирск, Наука : 45—50. (Совместно с Т. А. Вагиной, Е. И. Лапшиной, Н. Н. Ладинским, А. В. Ронгинской, Г. Г. Павловой, Ю. М. Маскаевым, Г. А. Зверевой, А. А. Храмовым, В. И. Валудским).

Структура растительного покрова и классификация растительности Алтае-Саянской геоботанической области. V Всес. совещ. по классификации растительности. Тез. докл. Новосибирск : 43—45.

Структура растительного покрова Хакасии и некоторые приемы ее изучения. Бот. ж., 62, 4 : 465—479.

1978. Геоботаническая характеристика землепользования хозяйств как основа природоохранительных мероприятий. Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л., Наука : 22—23.

Происхождение и формирование степей и степной растительности юга Средней Сибири. Там же : 284—285.

1980. Охрана и рациональное использование растительного мира Сибири. В кн.: Проблемы экологии и охраны окружающей среды. Новосибирск, Наука : 207—220. (Совместно с К. А. Соболевской).

Растительный покров Сибири и задачи его изучения. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 3 : 16—22.

Рациональное использование и охрана растительности. В кн.: Научно-организационные и прикладные вопросы охраны окружающей среды в Алтайском крае. Тез. докл. Барнаул : 82—84.

1981. Природоохранное значение рационального использования естественных кормовых угодий. В кн.: Охрана растительного мира Сибири. Новосибирск, Наука : 153—159.

1982. О роли караган в степных фитоценозах Тувы. В кн.: Растительные сообщества Тувы. Новосибирск, Наука : 201—203. (Совместно с Б. Б. Намзаловым).

Растительный покров и естественные кормовые угодья северных предгорий хр. Восточный Танну-Ола. Там же : 45—71. (Совместно с Т. В. Мальцевой и Э. Я. Нейфельд).

Растительный покров Улуг-Хемского района Тувинской АССР. Там же : 5—28.

The structure of the vegetation of Khakasia. Vegetatio, 48. Netherlands : 241—247.

1983. Карта растительности Алтайского экспериментального хозяйства СО АН СССР. В кн.: Управление природопользованием, моделирование и прогнозирование состояния природной среды. Тез. докл. Барнаул : 99—101. (Совместно с Г. Г. Павловой, В. А. Шоба).

Растительный покров северо-восточных предгорий Кузнецкого Алатау, его современное и перспективное использование. География и природные ресурсы, 1 : 29—40.

РАБОТЫ, ВЫШЕДШИЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ А. В. КУМИНОВОЙ

Вагина Т. А. Луга Барабы. Новосибирск, Изд. СО АН СССР, 1962.

Геоботанические исследования в Западной Сибири. Новосибирск, Наука, 1978.

Крупномасштабное картографирование растительности. Новосибирск, Наука, 1970. (Совместно с В. Б. Сочавой).

Природные сенокосы и пастбища Хакасской АО. Новосибирск, Наука, 1974.

Растительность степной и лесостепной зоны Западной Сибири. Новосибирск, Изд. СО АН СССР, 1963.

Растительные сообщества Тувы. Новосибирск, Наука, 1982.

Растительный покров Красноярского края. Новосибирск, Изд. СО АН СССР, 1964 (вып. 1), 1965 (вып. 2).

Растительный покров Хакасии. Новосибирск, Наука, 1976.

Структурно-динамические особенности фитоценозов Нижнего Приангарья. Новосибирск, Наука, 1969.

Е. И. Лапина, Г. Г. Павлова

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 8 XII 1981.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

И. Д. Юркевич, Н. А. Буртыс, С. Р. Бусько: Геоботаническая структура и биологическая продуктивность пойменных лугов (по исследованиям поймы р. Березины). — Минск: Наука и техника. 1981. 232 с. Ц. 1 р. 90 к. Т. 1300 экз.

E. P. MATVEYEVA, I. D. YURKEVICH, N. A. BURTIS, S. R. BUSKO. GEOBOTANICAL STRUCTURE AND BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF FLOOD PLAIN MEADOWS (ON THE BASIS OF THE STUDIES IN THE FLOOD PLAIN OF THE BEREZINA RIVER). 1981

Несмотря на обширную литературу по луговой растительности речных пойм, каждое новое исследование ранее не изучавшейся или слабо изученной поймы расширяет и углубляет наши познания об этом своеобразном объекте. В пойме р. Березины, третьей по длине реки Белоруссии, детальные геоботанические исследования ранее не проводились. Отличительной особенностью осуществленных работ является многолетнее маршрутное и стационарное изучение флоры и растительности в тесной увязке с почвенно-гидрологическими и климатическими условиями разных физико-географических районов и топографических уровней поймы.

Монография насыщена количественными показателями (48 таблиц) по структуре и химизму почв и фитомассы растительных сообществ. Разработана простая и ясная классификация луговых фитоценозов на основе эколого-фитоценотического и доминантно-детерминантного принципов (Шенников, 1941, 1964; Матвеева, 1967; Миркин, 1971) с некоторыми дополнениями и уточнениями авторов. Выделено 48 ассоциаций, объединенных в 14 групп и 9 типов: пустошные, остепненные, обедненные, настоящие, сырые бедные, сырые богатые, болотистые, торфянистые, мелиоративно производные луга. Для всех типов лугов указаны их доля (в процентах) в разных выделенных авторами районах, биологическая продуктивность надземной и подземной фитомассы и хозяйственный урожай, а также аккумуляция и биологический круговорот зольных элементов и азота.

Последняя глава посвящена перспективам использования пойменных лугов долины р. Березины. Краткое заключение хорошо отражает основное содержание книги. Перечень упомянутых в тексте растений дан на русском и латинском языках по П. Ф. Маевскому (1964).

Рассматриваемая монография производит хорошее впечатление продуманностью задач и методов проведенных исследований, обработанностью собранного фактического материала и текста.

Несмотря на общее положительное впечатление сделаем несколько замечаний. Глава V (с. 114) названа «Эдафо-фитоценотический анализ луговых биогеоценозов», между тем в ней рассматриваются строение поймы, механический и химический составы почв, их водно-физические свойства, динамика уровня грунтовых вод и прочие показатели условий существования соответствующих фитоценозов, их структура и анализ надземной и подземной фитомассы. Ни о каких других компонентах биогеоценозов, кроме высших растений, речи нет. Между тем понятие «биогеоценоз» включает в себя ряд других биологических компонентов, участвующих в круговороте веществ и энергии. Проведенные исследования не являются биогеоценологическими, и в монографии не следовало пользоваться этим термином.

Думается, не следует употреблять не принятый в литературе по луговедению термин «естественная продуктивность». Существуют биологическая продуктивность и хозяйственная (урожай). И, наконец, два мелких замечания: непра-

вильно писать «подсев смеси трав» (с. 204) — подсевают и сеют семена, а не травы.

В Оглавлении для глав IV, V, VII неправильно указаны страницы — в тексте они другие.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 VIII 1982.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

Растения и промышленная среда. — Свердловск: Уральский государственный университет им. А. М. Горького. 1979. 168 с. Ц. 1 р. 50 к. Т. 600 экз.

Е. Р. МАТВЕЕВА. (A REVIEW). PLANTS AND INDUSTRIAL ENVIRONMENT 1979

Рецензируемый межвузовский сборник является шестым выпуском серии, о чем читатель может узнать лишь из аннотации. Вряд ли удачно то, что одно и то же название без номеров дается всем выпускам; это крайне затрудняет цитирование отдельных работ за разные годы.

Шестой выпуск, посвященный вопросам загрязнения среды промышленными выбросами и отходами и рекультивации растительности в разных природных условиях, состоит из 11 статей.

В статье В. Н. Пасынковой «Влияние дымогазовых выбросов предприятий цветной металлургии на окружающую среду» (с. 5—22) показано, что эти выбросы очень вредоносны, поскольку содержат сернистый газ, окись углерода, окислы азота, металлическую пыль со свинцом, хромом, медью, марганцем, селеном, теллуром и другими ингредиентами. Накапливаясь в токсических количествах в почве и растениях, они задерживают рост и снижают продуктивность растений и микроорганизмов. Накопление их в растениях, поедаемых сельскохозяйственными животными, продукция которых используется человеком, оказывает вредное влияние на его здоровье. В статье приведены данные опытов по развитию и продуктивности культуры овса на чистых и загрязненных землях, а также по самозаращению таких земель дикорастущими растениями. В трех таблицах даны сведения о содержании микроэлементов в почве и разных растениях.

Т. С. Чибрик в статье «Формирование растительных сообществ в процессе самозаращения на отвалах угольных месторождений Урала» (с. 23—59) обобщил материал многолетних (4—5 лет) исследований. На участках отвалов, не загрязненных и окруженных лесом, восстановление растительности происходит нормально, поселение высших растений начинается сразу же, одновременно развиваются альго- и микробоценозы. В первые годы после отсыпки угольных отвалов идет быстрая смена неустойчивых сообществ в соответствии со свойствами породы и водным режимом. К 10—15 годам начинается стабилизация состава и структуры растительных сообществ. Существенную роль в их устойчивости автор отводит микоризе. Одновременно с восстановлением растительности происходят изменения и в почве, формируется и животный мир, особенно популяция позвоночных. Статья Чибрика хорошо документирована цифрами, обобщенными в 8 таблицах, и освещает роль микроорганизмов дикорастущих местных растений в самозаращении буроугольных отвалов.

Д. С. Дзыбов, Г. П. Серая в статье «О самозаращении и его ускорении» (с. 60—72) приводят сведения о сукцессиях на степных залежах и землях, нарушенных горнодобывающей промышленностью Ставрополья. Установлено, что восстановление природной горно-степной растительности на залежах не одинаково в разных условиях и продолжается от 15 до 40 (60) лет и более. Еще более растянуты сроки восстановления покрова на техногенных субстратах. Авторы применили оригинальный метод посева семян сложных природных

травосмесей, собираемых на целинных участках в течение всего сезона путем скашивания травостоев, обмолачивания сена и высева полученной смеси. В первые годы посева бурно развиваются крупностебельные сорные растения, которые систематически подкашиваются, что благоприятствует росту степных абригенов. Опыты показали, что с помощью такого приема растительный покров, близкий по составу к зональному, восстанавливается в течение 2—3 лет. Очевидна ценность разработанного авторами метода.

В статье Г. И. Махониной, Л. Г. Ахметьяновой «Минеральный состав растений, выросших на золоотвалах тепловых электростанций» (с. 73—81) приводятся сведения о содержании макро- и микроэлементов в 29 видах растений. Установлено, что в надземной массе растений содержится нормальное количество Р и пониженное — N, K, Mg, Ca; средние значения имеют Ti, Mo, Cr, Ni в избытке — Co и Mn, в недостатке — Cu, Zn, Pb.

В двух статьях (Г. И. Махониной «Начальные процессы почвообразования на отвалах Баженовского месторождения асбеста при их самозарастании», с. 82—101, Э. Б. Тереховой «Начальные этапы почвообразовательного процесса на железорудных отвалах Северного Казахстана», с. 102—126) обращается внимание на активность и направление процессов почвообразования в зависимости от состава горных пород отвалов.

В статье А. П. Красавина, А. Н. Хорошевича, И. В. Китаевой «Оценка биологической активности пород отвалов угольных шахт и разрезов при их рекультивации» (с. 127—132) обсуждается тот же вопрос, что и в двух предыдущих, но на других объектах и породах, подчеркивается низкая биогенность пород угольных отвалов.

В. А. Рочев в статье «Влияние известьсодержащих отходов промышленности на подвижность молибдена и урожай сельскохозяйственных культур» (с. 133—138) делает вывод о том, что известковые отходы положительно влияют на урожай сельскохозяйственных культур и качество продукции, что позволяет рекомендовать их для удобрения особенно кислых почв.

Н. Е. Букреева, Е. П. Черемных в статье «Действие отходов горнообогатительного комбината на кислотность и азотно-фосфорный режим почвы» (с. 139—144) показали, что отходы, представленные хвостами мокрой магнитной сепарации, вызывают подкисление почв за счет увеличения подвижного алюминия, но при этом повышают содержание доступного растениям фосфора и усиливают минерализацию органических соединений.

Э. Б. Терехова, М. Н. Сандыбеков в статье «Характеристика вскрышных пород некоторых бокситовых месторождений Северного Казахстана и их пригодность для биологической рекультивации» (с. 145—155) дали агрохимическую характеристику рыхлых пород и оценку их пригодности для биологической рекультивации нарушенных территорий; в результате были выделены 2 группы вскрышных пород: пригодные и непригодные для улучшения.

В. Г. Шевчук, Г. М. Пикалова в статье «Рекультивация нарушенных горными работами земель в условиях развитого промышленного района» (с. 156—160) рассмотрели вопрос не только о рекультивации земель, но и о планах формирования ландшафта целого промышленного района.

В целом сборник пополняет сведения о химическом составе разных горных пород, поднимаемых на поверхность земли при вскрышных работах и выбрасываемых с газами и пылью, и о их различной биогенности, что важно учитывать при рекультивации как небольших участков растительного покрова, так и формировании значительных массивов. Большую ценность представляют статьи, содержащие данные о путях восстановления растительного покрова на нарушенных участках, особенно близ селений, городов и промышленных объектов. Все работы имеют прямое отношение к вопросам охраны природы и окружающей среды. Нелишне отметить, что вся серия основана членом-корреспондентом АН СССР Б. П. Колесниковым — известным энтузиастом охраны природы.

Е. П. Матвеева

Vegetatio, 1981, v. 46/47. Theme: Vegetation dynamic in grasslands, heathlands and mediterranean ligneous formation. 285 p.
(«Вегетатио», 1981, 46/47. Тема: Динамика растительности в злаковниках, пустошах и древесных формациях средиземноморского типа)

B. M. MIRKIN. (A REVIEW)

Рецензируемый двоянный тематический том журнала, издаваемого в Гааге Международным обществом по изучению растительности, содержит основные доклады, зачитанные на симпозиуме по динамике растительности. Симпозиум был организован в Монпелье рабочими группами по изучению сукцессий и обработке данных. Как явствует из краткого редакционного предисловия, в симпозиуме приняло участие более 60 человек (их список и темы сообщений приведены в Приложении к журналу), однако опубликовано лишь 27 докладов, не считая краткой вступительной статьи М. Godron (Франция).

В отличие от недавно рецензированного нами также посвященного динамике тома «Vegetatio» (v. 43, 1980 — Миркин, 1983) этот в меньшей мере насыщен статьями общетеоретического и методического характера. Однако отмеченная нами в рецензии тенденция к многомерному и стохастическому пониманию сущности сукцессии и использованию сложных математических методов их анализа проявляется и в этом выпуске.

Наиболее важными статьями общетеоретического характера являются сообщения М. Р. Austin (Австралия, с. 3—10), М. В. Usher (Великобритания, с. 11—18), L. Orlóci (Канада, с. 31—35) и R. Gittins (Канада, с. 37—59). Во всех этих работах ставится вопрос о необходимости использования прямых методов изучения сукцессий вместо косвенных, так как временная интерпретация пространственных рядов чревата грубыми ошибками. Austin особо останавливается на возможностях методов постоянных квадратов, где можно при необходимости экспериментальным путем ускорять сукцессии — пример такой экспериментальной сукцессии приводит E. van der Maarel (Швеция, с. 259—265), который менял режим осадков и вызывал ксерофитизацию и мезофитизацию приморского сообщества *Festuco—Galietum*, причем добивался существенных изменений видового состава всего за 3 года эксперимента. Нельзя не согласиться с Austin в его утверждении о необходимости повторностей при закладке постоянных квадратов, так как даже самые детальные наблюдения на одном квадрате не позволяют охарактеризовать процесс.

Usher и Gittins, критикуя детерминистскую модель сукцессии Ф. Клементса, делают вывод о наибольшем соответствии сукцессии теории Марковских цепей, допускающих множественность перехода от одной стадии сукцессий к другой. В частности, Gittins, анализируя сукцессии зарастания водоемов и различая 12 стадий (от биологически неактивного водоема до болота), сделал вывод, что эти стадии далеко не всегда выстраиваются в полную и четкую последовательность: «временные смены характеризуются в большей мере разнообразием, чем однотипностью» (с. 48). Оба автора как и С. Н. Gimingham, R. S. Hobbs, A. N. Malik (Шотландия, с. 149—156), показывают, что Марковские цепи обеспечивают наиболее достоверный прогноз сукцессии. Austin, напротив, говоря о явлении нуклеации, т. е. не индивидуальной, а сопряженной смены в ходе сукцессии нескольких видов, считает использование Марковских цепей моделью, которая неадекватна природе растительности. Он приводит как пример нуклеации хорошо известные советскому читателю (по обзору И. И. Науялиса, 1980) результаты исследований Уотта; в другой статье (Austin, Belbin, с. 19—30) иллюстрируется принцип нуклеации примером сукцессии газона. Весьма интересно, что для показа достоинства прогноза по модели Марковских цепей Usher также использовал 40-летние (!) данные Уотта. Таким образом, вопрос о соответствии Марковских цепей феномену сукцессии пока решается неоднозначно и степень адекватности зависит, видимо, от особенностей сукцессии и масштаба для разбиения хроноклина на фазы.

Orlóci, используя достаточно мощный математический аппарат (включая канонический анализ), сумел разложить сукцессию лесов на составляющие

компоненты — векторизованную смену и флуктуации, причем первая компонента преобладала у доминантов, вторая — у сопутствующих видов. D. Müller-Dombois (США, с. 131—140) также описал «когорту Canavalia», включившую группу видов, которая благодаря особенностям жизненного цикла флуктуирует по численности вне связи с колебаниями климата и таким образом налагается на сукцессию прибрежных злаковников на Гавайских островах. Тем не менее массовое отмирание видов «когорты» способствовало внедрению кустарников и влияло на сукцессию.

К числу статей методической направленности можно отнести сообщения D. Chessel (Франция, с. 177—180) о применении метода автокорреляций для изучения сукцессий; F. D. Pineda, J. P. Nicolas, M. Ruisz, B. Peco, F. G. Bernaldez (Испания, с. 266—277) об использовании для изучения сукцессии энтропийных индексов и R. Bornkamm (ФРГ, с. 213—220) об измерении скорости сукцессии посредством различных индексов сходства.

В целом индуктивно-аналитический характер перечисленных статей заставляет согласиться с общей оценкой состояния науки о сукцессиях, которую дал J. Miles (Шотландия, с. 61—74): изучение сукцессий «перешло с догматического этапа на прагматический». Эта работа более подробно рассмотрена в следующем разделе рецензии.

Остальные статьи сборника посвящены динамике конкретных типов растительности. Динамику пустошей рассматривают Miles, Gimingham с соавторами, H. Person (Швеция, с. 181—192), A. Froment (Бельгия, с. 193—200), B. Clément, J. Touffet (Франция, с. 157—166), J. C. Gloaguen, N. Gautier (Франция, с. 167—176). Работа Miles является обзорной и включает библиографический список более чем из 200 наименований; он цитирует несколько работ Т. А. Работнова. Большое внимание Miles уделяет вопросу о множественности и взаимодействии факторов, которые влияют на динамику растительных сообществ пустошей (климат, пожары, позвоночные и беспозвоночные, болезни; автогенные факторы: типы стратегии растений, аллелопатия, взаимодействие растительного сообщества и почвы). Подобно Работнову (1978) фактор аллелопатии Miles считает третьестепенным по значимости, вклад которого крайне трудно выделить на фоне более сильных, в особенности конкуренции.

В центре остальных работ — действие пожаров на пустоши. Прекрасно адаптированные для быстрого восстановления после пожаров (Gimingham с соавторами различают 6 типов стратегий восстановления растений пустоши) сообщества пустошей могут поддерживать стабильность только при наличии пожаров не реже, чем один раз в 15 лет. В случае отсутствия пожаров происходит залесение за счет *Pinus sylvestris*, *Betula* sp. sp. и др. В некоторых вариантах пустошей после пожара могут разрастаться мхи и тогда поселение цветковых задерживается. Помочь внедрению цветковых могут животные, нарушающие целостность мохового покрова. Несколько в стороне стоит работа Persson об изменениях состава вересчатников при орошении и удобрении, которые вызывали уменьшение участия лишайников и усиление мхов, а также *Chamaenerion angustifolium* и *Rubus idaeus*.

Сходные по своему характеру работы представляют исследователи сукцессий древесных и кустарниковых формаций средиземноморского типа. Две статьи французских исследователей (L. Traband, J. Lepout, с. 105—116; J. Poissonet, P. Poissonet, M. Thiault, с. 93—104) посвящены динамике гарриги с *Quercus coccifera*. В первой работе показана удивительная устойчивость гарриги к действию огня, который для средиземноморских сообществ, как и для пустошей, является естественным и необходимым фактором среды. Один раз в 2, 3 и 6 лет весной и осенью проводили выжигание гарриги, причем видовой состав сохранялся замечательно постоянным и мало различался по вариантам опыта. Во второй работе, напротив, показана неустойчивость гарриги при действии чужеродных факторов: после механического уничтожения кустарникового яруса вносили удобрения и проводили регулярный выпас. В результате гаррига превратилась в злаковник.

В то же время при полном заповедывании гаррига может превращаться и в лес. Формирование такого леса Orno—Quercetum ilicis на заповедном острове Локрум в Адриатическом море описали Lj Ilijanić и S. Nesimović (Югославия,

с. 75—81). Серию аналогичного леса из *Q. ilex* (от пионерного сообщества *Helianthemo—Plantaginetum bellardii* через кустарники *erico—Arbutetum phyllyreetosum* до леса *Quercetum ilicis ornetosum*) в течение пяти лет изучали также С. Allier и А. Lacoste (Франция, с. 83—91). Установить за столь короткий срок развития переход стадий друг в друга не удалось, обнаружены лишь климатогенные флуктуации численности всходов.

Как очень интересную следует оценить статью Р. В. Bridgewater и D. J. Vackshall (Австралия, с. 141—148) о динамике древесных формаций и внедрении в состав австралийских сообществ адвентивных видов, число которых за последние 150 лет достигло 150. Таким образом, по существу авторы описывают процесс антропогенной эволюции, обязанной изменению условий среды, которые поддерживали стабильность растительности Австралии. Наряду с нарушениями растительности и удобрением как главный фактор рассматривается удлинение периода между пожарами, которые для редколесий и кустарников в Австралии, как для пустошей и гарриг, являются обычным фактором среды. Пожары уничтожают адвентивных пришельцев, но не влияют на адаптированные к ним австралийские растения.

В двух статьях — М. Р. Austin, О. В. Williams, L. Belbin (Австралия, с. 201—211) и G. Floret (Франция, с. 117—129) — показан высокий уровень адаптации к выпасу ксерофильных злаковников Австралии (с *Dantonía caespitosa*) и пяти различных степных и полупустынных сообществ в Южном Тунисе. В первой работе описаны результаты наблюдений над разными участками, которые в течение 20 лет использовались при трех пастбищных нагрузках, но их различия по окончании срока наблюдений были много меньше, чем климатогенные флуктуации. Во втором случае пятилетнее заповедывание изменило лишь покрытие видов, но никакой восстановительной сукцессии со сменой видового состава выявлено не было.

В нескольких статьях обсуждается динамика луговых сообществ. М. J. M. Oomes и Н. Mooi (Нидерланды, с. 233—239) рассмотрели влияние режима сенокосения в разные сроки и заповедывания на сообщества *Arrhenatherion elatioris*; L. van Duuren, J. P. Bakker и F. M. Fresco (Нидерланды, с. 241—258) описали восстановительные сукцессии лугов после прекращения интенсивного удобрения: произошла дивергенция сообществ в соответствии с режимом увлажнения почв, однако она стала значительной лишь после 30 лет. Р. van Neske, I. Impens и J. J. Behaeghe (Бельгия, с. 221—232) показали различия сукцессий сеяного луга при разном режиме минерального питания. При регулярном удобрении доминантом становилась *Dactylis glomerata*, при отсутствии удобрения — внедрявшаяся в травостой *Agrostis tenuis*.

Ж. Кубикова (ЧССР, с. 279—283) показала влияние на растительность кальциевой пыли цементного предприятия. При удалении от предприятия соответственно на 300, 800 и 2000 м количество кальциевой пыли уменьшалось и число видов менялось по ряду 21, 41, 35. Видами, которые стали доминантами при самом сильном загрязнении, оказались *Anthericum liliago*, *Euphorbia cyparissias*, *Seseli hippomarathrum*. Высокий уровень загрязнения вызывал развитие эрозии почвы.

Два специальных выпуска «Vegetatio» о динамике растительности за период менее чем 2 года — показатель возрастающего интереса фитоценологов к проблеме динамики, решение которой облегчит урегулирование отношений человека и биосферы.

ЛИТЕРАТУРА

М и р к и н Б. М. (1983). Рец. Специальный выпуск журнала «Vegetatio», посвященный сукцессиям. Бот. ж., 68, 6. — Н а у я л и с И. И. (1980). Значение работ А. С. Уотта по изучению *Pteridium aquilinum* для разработки проблем структуры и динамики фитоценозов. Бот. ж., 65, 1. — Р а б о т н о в Т. А. (1978). Фитоценология. М., Изд. МГУ.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 16 IX 1982.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 : 581.3

VII МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ «ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ЭМБРИОГЕНЕЗ
СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ»

(14—17 VI 1982, ВЫСОКИЕ ТАТРЫ, РАЧКОВА ДОЛИНА, ЧССР)

T. B. B A T Y G ' I N A, G. I. S A V I N A. THE VIIITH INTERNATIONAL SYMPOSIUM «FERTILIZATION AND EMBRYOGENESIS IN SEED PLANTS» (JUNE 14—17, 1982, VYSOKIYE TATRY, RACHKOVA DOLINA, CSSR)

VII Международный симпозиум по эмбриологии растений был организован Центром биологических и экологических наук, Институтом экспериментальной биологии и экологии Словацкой АН (Братислава) и Институтом физиологии растений, факультетом естественных наук Каменского университета (Братислава).

Совещание продемонстрировало большие научные достижения в современной эмбриологии и высокий методический уровень исследований в этой области. Работы советских специалистов отличались новизной полученных результатов и оригинальностью выдвигаемых представлений.

В симпозиуме приняли участие 120 человек из 18 стран (ЧССР, СССР, Нидерланды, Франция, США, Япония и др.). Наиболее крупными были делегации ЧССР, Нидерландов и Советского Союза. В течение 3 дней работы симпозиума было проведено 6 заседаний, на которых заслушали и обсудили 30 докладов и 50 стендовых сообщений по следующим разделам: 1) пыльник и развитие пыльцы, 2) структура пыльцы и пыльцевая трубка, 3) семязпочка и зародышевый мешок, 4) оплодотворение, 5) зародыш и эндосперм, 6) систематическая эмбриология и апомиксис.

Вводные доклады по общим вопросам эмбриологии растений сделали профессор **M. Favre-Duchartre** (Франция) и профессор **P. Bell** (Англия).

В докладе Favre-Duchartre «Макроэволюция мейоспорангиальных структур» была рассмотрена оригинальная схема, иллюстрирующая прогрессивную эволюцию мейотических структур, начиная с водорослей и кончая покрытосеянными. Bell в докладе на тему «Причинные факторы в жизненных циклах семенных растений» рассмотрел вопросы функциональной аналогии между архегонием равноспоровых папоротников и линейной тетрадой мегаспор семенных растений.

В работах, посвященных изучению микроспорогенеза и развитию пыльцевого зерна у цветковых растений, широко использовались методы цитофотометрии, автордиографии, гистохимии, электронной микроскопии, а также метод культуры клеток и тканей. Это позволило не только проанализировать развитие и становление морфологических структур мужской генеративной сферы, но и выявить ряд корреляций, которые обуславливают специфический характер развития этих структур.

Особый интерес аудитории вызвал доклад **С. А. Резниковой** (СССР) «Метаболизм запасных веществ в развивающемся пыльнике». Автор исследовала сложные морфофизиологические связи в ходе развития репродуктивных и соматических тканей пыльника и по типу метаболических процессов выделила две физиологические модели пыльников покрытосемянных растений.

В докладах французских исследователей **L. Albertini**, **A. Souvre** были представлены данные о цитофизиологических изменениях в микроспорах и тапетуме некоторых цветковых под действием пониженных (4 °C) температур. Авторы провели сравнительный анализ результатов, полученных с помощью электронной микроскопии, автордиографии, цитофотометрии и световой микроскопии.

Чешские исследователи **R. Herich**, **A. Lux**, применяя биохимический и цитохимический методы в исследовании пыльника лилии, показали активную роль телец Убиша в процессах

его развития, установили корреляцию между началом литической деятельности телец Убиша и началом вакуолизации клеток тапетума.

Детальные исследования последовательного хода синтеза различных белков в пыльце и во время роста пыльцевой трубки провел американский исследователь **Ж. Н. Маскаренхас**. Он установил, что в ходе прорастания пыльцевого зерна синтезируется свыше 300 различных белков и существенно меняется динамика накопления протеинов: происходит значительное уменьшение различных классов РНК. Снижение белкового синтеза в пыльцевых трубках автор рассматривает как следствие снижения содержания РНК.

В отличие от данных американского специалиста чешский ученый **Ж. Тур** с соавторами отмечают, что в ходе прорастания пыльцы происходит синтез РНК и белков. Кроме того, было показано влияние актиномицина D на распределение общих и вновь синтезированных белков в пыльце и пыльцевых трубках.

Существенный интерес представляют исследования тонкой структуры мужских гамет. **Н. Ж. Вилмс, А. Аелст** (Нидерланды) в своем докладе отметили тесную связь двух спермиев между собой (общая короткая стенка с плазмодесмами) и вегетативным ядром. Авторы подчеркивают, что спермий-клетки и вегетативное ядро движутся внутри пыльцевой трубки как единое целое и от момента прорастания пыльцы до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок связь между спермиями и вегетативным ядром продолжает сохраняться.

М. В. Шрёдер (ГДР) показал наличие в цитоплазме спермиев микротрубочек, которые, по его мнению, способствуют передвижению спермиев.

Во многих докладах уделялось внимание определению различных классов веществ в экссудатах рылец и столбиков с помощью гистохимической (**Р. Кампбелл**, Нидерланды; **А. Кормутлак**, СССР; **V. Тилтон**, США), биохимической (**А. Тиецци** et al., Италия), иммунохимической (**Л. В. Ковалева**, СССР) методик. В докладе Ковалевой, в частности, был отмечен синтез новых белков в пестике во время роста пыльцевых трубок в тканях столбика, а также выявлена иммунологическая специфичность пыльцы и пестиков исследованных видов.

Значительный интерес представил доклад **Ж. Р. Роули** (Швеция) об образовании в микро-споре висциновых нитей, способствующих прикреплению микроспор. Автор предложил модель расположения этих нитей и связи их с микроспорами.

Ряд докладов, сделанных на симпозиуме, был посвящен обсуждению вопросов цитоплазматической стерильности, несовместимости при отдаленной гибридизации, а также анализу цитологических основ наследования.

Профессор **Р. Хагенан** (ГДР) выступил с дальнейшим развитием своей концепции о механизме наследования пластид у покрытосемянных растений. На основании электронно-микроскопических исследований он выделил три типа цитолого-физиологических механизмов, лежащих в основе наследования материнских пластид: 1) неравное распределение пластид во время I митоза пыльцы, исключение их из генеративной клетки; 2) разрушение пластид в генеративной клетке и клетках-спермиях; 2) исключение пластид из спермиев в процессе слияния клеток-спермиев с яйцеклетками.

Значительная часть докладов симпозиума была посвящена изучению семязпочки, исследованию мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у различных представителей покрыто- и голосемянных.

Большой интерес вызвал доклад **М. Т. М. Вилмсе, М. Франсен-Верхейен** (Нидерланды) «Развитие семязпочки». Авторы рассмотрели вопросы сопряженного развития репродуктивных и соматических тканей семязпочки у покрытосемянных и голосемянных растений. Они выдвинули предположение, что изменения в репродуктивных структурах тесно связаны с метаболизмом семязпочки. Все структурные изменения в процессе развития семязпочки были исследованы с помощью гистохимических и хроматографических методов, которые позволили выявить концентрацию, локализацию и полимеризацию сахаров, липидов и протеинов. Авторы исследовали также пути поступления и распределения питательных веществ в семязпочке. Вопросы, касающиеся полярности семязпочки гибридов *Oenothera*, обсуждались в докладе **Р. Цнезко** (ПНР). **Ф. Кадей, А. Кадей** (ПНР) показали наличие специфических тел в ядре функционирующей мегаспоре и ее пластидах.

Ряд докладов был посвящен вопросам тонкой структуры зародышевого мешка покрытосемянных. В докладе **Г. И. Савиной и Г. Я. Жуковой** (СССР) были отмечены изменения структуры и топографии органелл в клетках зародышевого мешка у представителя орхидных *Epipactis atrorubens*, начиная с ранних этапов развития и кончая вхождением в него пыльцевой трубки. Ультраструктура зрелого зародышевого мешка *Galanthus nivalis* была описана **Г. Е. Гваладзе-Урушадзе** (СССР), выявлен процесс снижения жизнедеятельности его элементов в осенний период и показано четкое различие в характере вакуолизации микропилярного

и халазального концов зародышевого мешка. Ультроструктура зародышевого мешка *Stellaria* была продемонстрирована в докладе В. Rodkiewicz, В. Bednara, К. Kudicka (ПНР).

Серьезное внимание на симпозиуме было уделено проблеме оплодотворения у покрытосемянных. Существенный интерес в этом плане представляет работа L. S. Russel, D. Cass (США, Канада). Авторы на примере *Plumbago zeylanica* еще раз убедительно показали наличие нитчатого аппарата в единственной клетке яйцевого аппарата — яйцеклетке. Они продемонстрировали чрезвычайно своеобразный путь пыльцевой трубки в оболочке яйцеклетки.

В докладе В. П. Банниковой, О. А. Хведынич и Л. С. Сердюк (СССР) было показано, что скорость протекания процесса оплодотворения обусловлена двумя факторами: временем, прошедшим от контакта спермиев с ядрами женских клеток до начала их объединения, и временем, необходимым для непосредственного слияния половых ядер. Дальнейшее развитие взглядов на причины, лежащие в основе движения спермиев в зародышевом мешке, представлены в докладе С. Н. Коробовой (СССР).

Венгерские исследователи Н. Paal, S. Sarkany, использовавшие методы световой и флуоресцентной микроскопии, привели интересные данные о процессах оплодотворения у мака, при этом особое внимание было обращено на развитие и путь пыльцевой трубки и гистологическую структуру столбика.

Серьезное внимание на симпозиуме было уделено проблемам апомиксиса, полиэмбрионии, а также вопросам сравнительно-эмбриологического исследования ряда семейств покрытосемянных растений. В совместном докладе Т. Н. Наумовой (СССР) и Виллемсе (Нидерланды) впервые рассмотрены ультроструктурные аспекты нуцеллярной и интегументальной полиэмбрионии, показано, что инициальные клетки, дающие зародыши, характеризуются рядом специфических черт. Активное обсуждение вызвал доклад В. С. Тырнова с соавторами (СССР), в котором анализировались причины возникновения гаплоидии у покрытосемянных.

Среди сообщений, посвященных сравнительно-эмбриологическим исследованиям, следует отметить обобщающий доклад О. П. Камелиной (СССР), в котором дан сравнительно-эмбриологический анализ семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae* и описана эволюция структур микроспorangия. Доклад вызвал активное обсуждение в связи с предложенным новым вариантом классификации типов тапетума у покрытосемянных и новым способом реорганизации секреторного тапетума у ворсянковых.

Доклад В. А. Руми и Г. В. Камаловой (СССР) о сравнительно-эмбриологическом изучении видов сем. *Malvaceae* осветил филогенетические взаимоотношения видов внутри семейства, пути его эволюции, а также положение семейства в системе порядка *Malvales*. Использование эмбриологических данных в систематике и филогении на примере сем. *Cruciferae* продемонстрировано в докладе Г. Б. Родионовой (СССР). Сравнительно-эмбриологическому исследованию *Cicer arietum* и *Vicium villosa* было посвящено сообщение М. М. Чубирко (СССР).

Среди докладов, посвященных изучению развития зародыша и эндосперма, следует выделить доклад О. Erdelská (ЧССР) «Микрокинематографическое исследование женского гаметофита, оплодотворения, ранних этапов развития зародыша и эндосперма». Одним из наиболее интересных моментов этого сообщения была демонстрация движения ядра спермия ко вторичному ядру зародышевого мешка (использован метод цейтраферной съемки). Анализ структуры суспензора зародыша и окружающих его тканей у представителей различных порядков цветковых растений был посвящен доклад З. И. Никитичевой (СССР). В докладе обсуждались направления эволюционных преобразований суспензорного аппарата зародыша.

Интересный материал представили чешские исследователи М. Ciamporova и А. Pretova, которые проводили исследование пластид у зародышей льна, культивируемых *in vitro*. Авторы показали, что через 17 дней после оплодотворения хлоропласты зародыша преобразуются в амилопласты, позднее они постепенно дедифференцируются в семядолях.

Т. Б. Батыгина и В. Е. Васильева (СССР) изложили результаты экспериментального изучения (с использованием метода культуры *in vitro*) эмбриогенеза и развития проростка у некоторых видов *Dactylorhiza*, что позволило им дать новую трактовку отдельных этапов онтогенеза. Авторы пришли к заключению, что протокорм и образующиеся на нем структуры — не зародыш, а своеобразная форма постсеменного развития спорофита, имеющая тенденцию к вегетативному размножению. Полученные данные позволили по-новому подойти к вопросу об управлении онтогенезом и микроразмножением орхидных.

Изучению эмбриогенеза *Streptocarpus rexii* посвятили доклад Г. К. Алимова и М. С. Яковлев (СССР). Авторы показали, что в ходе развития зародыша наблюдаются проявление полярности и асинхронность клеточных делений, на основе чего происходит процесс гистогенной дифференциации.

Динамике ферментов в семяпочке, зародышевом мешке, зародыше, эндосперме и семенной

оболочке был посвящен доклад И. Д. Георгиевой (НРБ). Н. К. Смирнова и Е. Л. Миляева (СССР) показали изменение белкового метаболизма в развивающихся семенах винограда.

Анализируя итоги проведенного симпозиума по эмбриологии растений, следует отметить возросший научный и методический уровень работ, представленных в докладах и стендовых сообщениях. Прекрасное оформление докладов, использование техники печати и рисунка на прозрачных пленках безусловно способствовали лучшему пониманию содержания докладов.

На симпозиуме проявился значительный интерес к изучению коррелятивных зависимостей при развитии отдельных эмбриональных структур. У различных покрытосемянных эти исследования проводятся с применением комплекса методов, что позволило сделать ряд интересных выводов, касающихся не только структуры, но и функции отдельных эмбриональных структур.

Обсуждение материалов, освещенных в докладах, позволило эмбриологам различных стран активно обмениваться информацией о ведущихся исследованиях. Это несомненно будет способствовать развитию новых направлений работ, а также применению современных методов исследования.

Т. Б. Батыгина, Г. И. Савина.

Получено 21 III 1983.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

CONTENTS

V. E. Avetisyan. The system of the family <i>Brassicaceae</i>	1297
L. I. Nosova. Production of seeds in coenopopulations of cushion-shaped plants of Pamir	1306
O. G. Chertov. Quantitative approach to evaluation of ecological parameters for species with special reference to <i>Pinus sylvestris</i> (<i>Pinaceae</i>)	1318
I. M. Kislyuk, M. D. Vaskovsky, L. S. Bubolo, T. V. Paleeva. The effect of temperature on the leaf structure and photosynthesis in <i>Carex lugens</i> (<i>Cyperaceae</i>) and <i>Arctagrostis arundinacea</i> (<i>Poaceae</i>)	1325
I. D. Sokolov. The study of endosperm cells filling the central part of the embryo sac (nuclear type of the endosperm)	1333
COMMUNICATIONS	1344
Ya. L. Paal', B. I. Semkin. An analysis of the middle taiga vegetation with the aid of inclusion and affinity measures. (1341). — N. D. Agapova. Karyosystematic notes on some caucasian species of the genus <i>Ranunculus</i> [(<i>Ranunculaceae</i>)]. (1351). — I. I. Shamrov. Anthecological investigation of three species of the genus <i>Ceratophyllum</i> (<i>Ceratophyllaceae</i>). (1357). — E. I. Korotaeva. Fruit structure in some representatives of the subtribe <i>Geinae</i> (<i>Rosaceae</i>). (1367). — L. V. Talalujeva, N. E. Kosichenko. Adaptive changes in the anatomical structure of different <i>Betula</i> (<i>Betulaceae</i>) species under the dry steppe conditions in the Low Volga region. (1374). — I. G. Laverycheva. On chloroplast ultrastructure in some herbaceous plants of the oak forest (pre-vernal ephemerals and species with long vegetational period and seasonal change of leaf generations). (1379). — N. A. Krupyanko. Synusial structure of the herbaceous layer in cedar of the Ussuriysk reserve. (1385). — M. G. Azovsky, V. N. Pautova, L. A. Izhboldina. To the flora of hydrophytes of the Baikals Lake. (1392). — G. V. Tiak. Regenerative ability in the shoots of <i>Oxycoccus palustris</i> (<i>Ericaceae</i>). (1397).	
NEW TAXA	1404
P. I. Dorofeev. Two new species of <i>Liriodendron</i> from the Tertiary beds of the USSR. (1401). — N. S. Probatova, S. S. Kharkevitch. New taxa of the <i>Poaceae</i> from the Khabarovsk region. (1408). — M. G. Pimenov, E. V. Kluykov. A new species of the genus <i>Hyalolaena</i> (<i>Umbelliferae</i> — <i>Apioidae</i>) from Badakhshan. (1414). — I. G. Levichev. New species of the genus <i>Gagea</i> (<i>Liliaceae</i>) from West Tian-Schan. (1416).	
FLORISTIC FINDINGS	1421
I. G. Arevschatian. <i>Lathyrus vinealis</i> (<i>Fabaceae</i>) — a new species for the flora of the USSR. (1421). — A. K. Stankevich. <i>Lathyrus vinealis</i> (<i>Fabaceae</i>) — a new species for the flora of the USSR. (1423). — A. Sh. Ibragimov, B. Sh. Ibragimov, G. M. Mamedov. Two new species for the flora of the Nakhichevan ASSR. (1425). — G. A. Belaja. New species for the flora of the Ussuriysk reserve. (1426).	
METHODS IN BOTANICAL RESEARCH	1428
V. T. Yarmishko. A device for measuring growth rings in trees. (1428).	
ANNIVERSARIES	1431
E. I. Lapshina, G. G. Pavlova. Alexandra Vladimirovna Kuminova. (1431).	
CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	1437
E. P. Matveyeva. I. D. Yurkevich, N. A. Burtis, S. R. Busko. Geobotanical structure and biological productivity of flood plain meadows (on the basis of the studies in the flood plain of the Berezina River). 1981. (1437). — E. P. Matveyeva. (A review). Plants and industrial environment. 1979. (1438). — B. M. Mirkin. (A review). Vegetatio, 1981, vol. 46/47. Theme: Vegetation dynamics in grasslands, heathlands and mediterranean ligneous formations. (1440).	
CHRONICLE	1443
T. B. Batygina, G. I. Savina. The VIIIth International Symposium «Fertilization and embryogenesis in seed plants» (June 14—17, 1982, Vysokiye Tatry, Rachkova Dolina, CSSR). (1443).	

СОДЕРЖАНИЕ

В. Е. Аветисян. Система семейства <i>Brassicaceae</i>	1297
Л. И. Носова. Продукция семян в ценопопуляциях подушковидных растений Памира	1306
О. Г. Чертов. Количественный подход к оценке экологических параметров вида на примере <i>Pinus sylvestris</i> (<i>Pinaceae</i>)	1318
И. М. Кислюк, М. Д. Васюковский, Л. С. Буболо, Т. В. Палеева. Влияние температуры на строение листьев и фотосинтез <i>Carex lugens</i> (<i>Cyperaceae</i>) и <i>Arctagrostis arundinaceae</i> (<i>Poaceae</i>)	1325
И. Д. Соколов. Исследование процесса заполнения клетками эндосперма центральной части зародышевого мешка (при нуклеарном типе эндосперма)	1333
СООБЩЕНИЯ	1341
Я. Л. Пааль, Б. И. Семкин. Анализ растительности средней тайги при помощи мер включения и сходства. (1341). — Н. Д. Агапова. Карпосистематические заметки о некоторых кавказских видах рода <i>Ranunculus</i> (<i>Ranunculaceae</i>). (1351). — И. И. Шамров. Антэкологическое исследование трех видов рода <i>Ceratophyllum</i> (<i>Ceratophyllaceae</i>). (1357). — Е. И. Коротаева. Строение плода некоторых представителей подтрибы <i>Geinae</i> (<i>Rosaceae</i>). (1367). — Л. В. Талалуева, Н. Е. Косиченко. Адаптивные изменения анатомического строения листьев различных видов рода <i>Betula</i> (<i>Betulaceae</i>) в условиях сухой степи Нижнего Поволжья. (1374). — И. Г. Лаверычева. Об ультраструктуре хлоропластов некоторых травянистых растений дубравы (ранневесенние эфемероиды и длительновегетирующие виды с сезонной сменой генераций листьев). (1379). — Н. А. Крупянко. Синузильная структура травяного яруса кедровников Уссурийского заповедника. (1385). — М. Г. Азовский, В. Н. Паутова, Л. А. Ижболдина. К флоре гидрорифтов озера Байкал. (1392). — Г. В. Тяк. Регенерационная способность побегов <i>Oxycoccus palustris</i> (<i>Ericaceae</i>). (1397).	1401
НОВЫЕ ТАКСОНЫ	1401
П. И. Дорофеев. Два новых вида <i>Liriodendron</i> из третичных отложений СССР. (1401). — Н. С. Пробатова, С. С. Харкевич. Новые таксоны <i>Poaceae</i> из Хабаровского края. (1408). — М. Г. Пименов, Е. В. Ключков. Новый вид рода <i>Hyalolaena</i> (<i>Umbelliferae—Arioidaeae</i>) из Бадахшана. (1414). — И. Г. Левичев. Новые виды рода <i>Gagea</i> (<i>Liliaceae</i>) из Западного Тянь-Шаня. (1416).	1421
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	1421
И. Г. Аревшатыан. <i>Lathyrus vinealis</i> (<i>Fabaceae</i>) — новый вид для флоры СССР. (1421). — А. К. Станкевич. <i>Lathyrus vinealis</i> (<i>Fabaceae</i>) — новый вид для флоры СССР. (1423). — А. Ш. Ибрагимов, Б. Ш. Ибрагимов, Г. М. Мамедов. Два новых вида для флоры Нахичеванской АССР. (1425). — Г. А. Белая. Новые виды для флоры Уссурийского заповедника. (1426).	1428
МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	1428
В. Т. Ярмишко. Прибор для измерения ширины годичных колец деревьев. (1428).	1431
ЮБИЛЕИ И ДАТЫ	1431
Е. И. Лапшина, Г. Г. Павлова. Александра Владимировна Куминова. (1431).	1437
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	1437
Е. П. Матвеева. И. Д. Юрквич, Н. А. Буртыс, С. Р. Бусько. Геоботаническая структура и биологическая продуктивность пойменных лугов (по исследованиям поймы р. Березины). 1981. (1437). — Е. П. Матвеева. (Рецензия). Растения и промышленная среда. 1979. (1438). — Б. М. Миркин. (Рецензия). «Вегетация», 1981, т. 46/47. Тема: Динамика растительности в злаковниках, пустошах и древесных формациях средиземноморского типа. (1441).	1443
ХРОНИКА	1443
Т. Б. Батыгина, Г. И. Савина. VII Международный симпозиум «Оплодотворение и эмбриогенез семенных растений» (14—17 VI 1982, Высокие Татры, Рачкова Долина, ЧССР). (1443).	

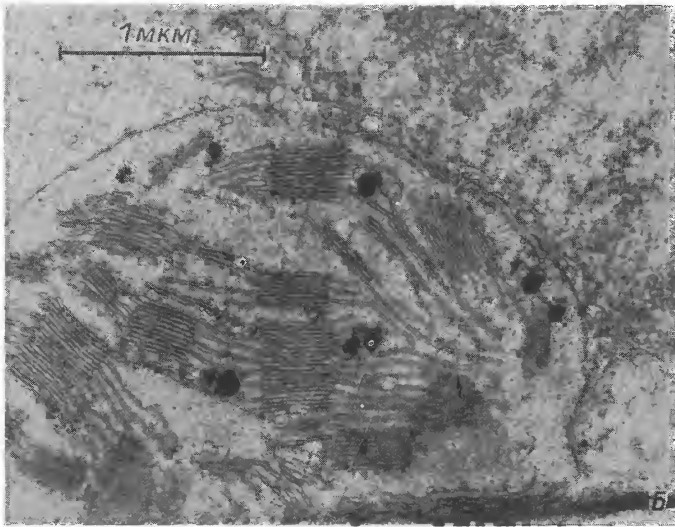
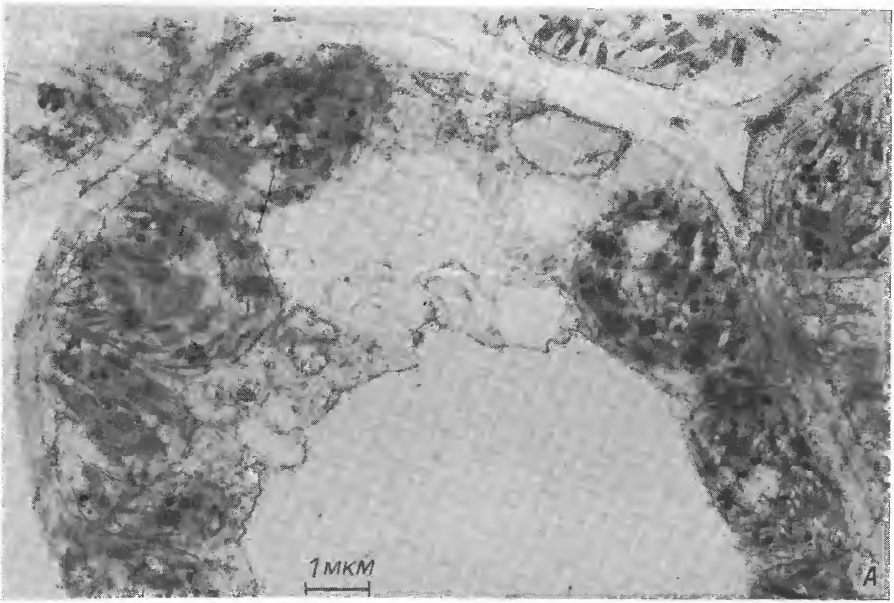


Рис. 1. Фрагмент клетки мезофилла (А) и хлоропласт (Б) листа *Carex lugens* из тундры о. Врангеля.

Клетка слабо вакуолизирована, в хлоропласте невелик относительный объем ламеллярной системы, отсутствуют крахмальные зерна, осmioфильные глобулы ярко окрашены. Увел.: А — 9300, Б — 30 800.

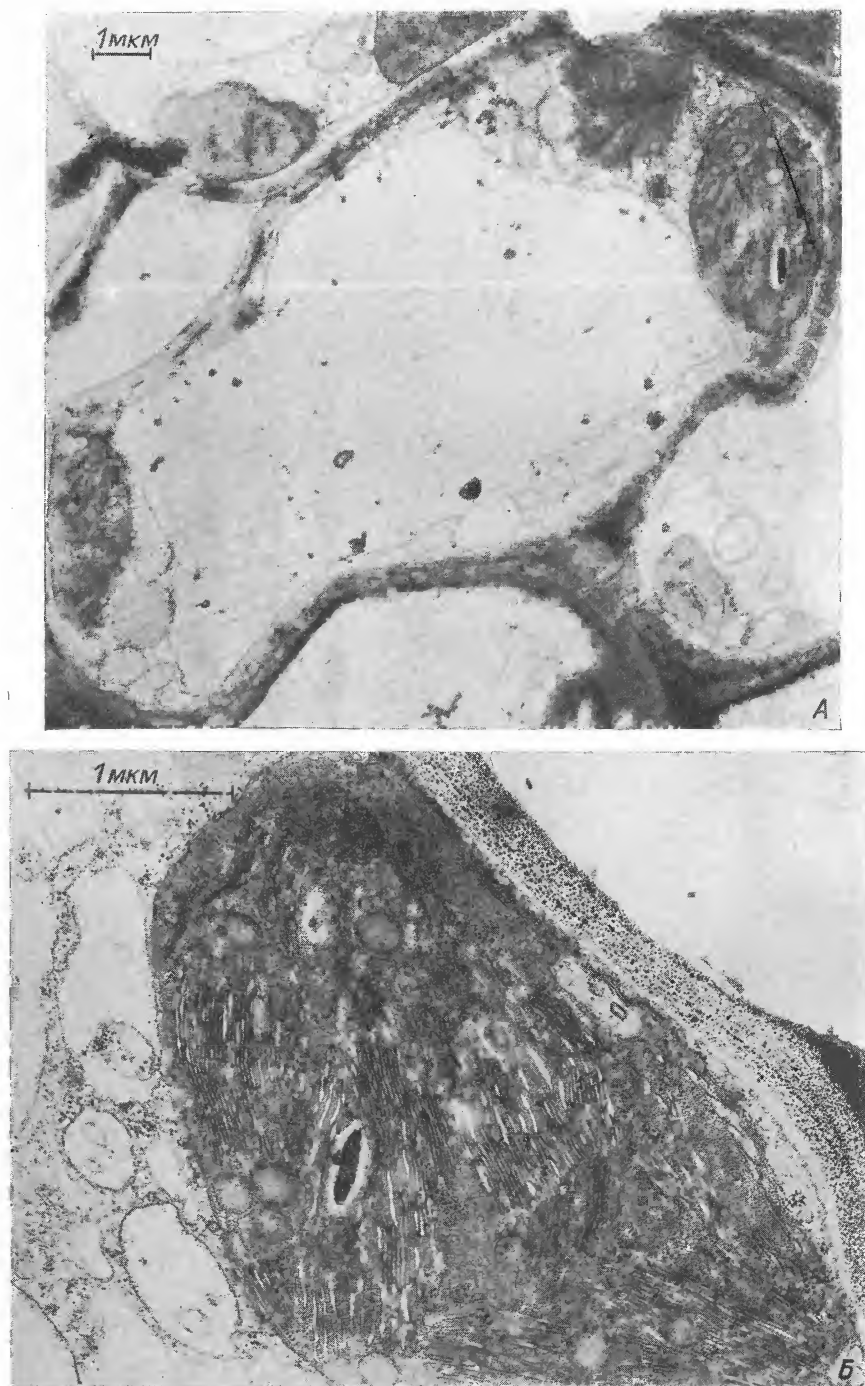


Рис. 2. Клетка мезофилла (А) и хлоропласт (Б) листа растения *Carex lugens*, выдержанного в течение трех недель при температуре 28/20° (день/ночь).

Клетка сильнее вакуолизирована, цитоплазма менее насыщена органоидами, чем на рис. 1. В хлоропласте увеличен объем ламеллярной системы, появляются крахмальные зерна, просветляются глобулы, отдельные тилакоиды разбухают. Увел.: А — 8700, Б — 30 800.

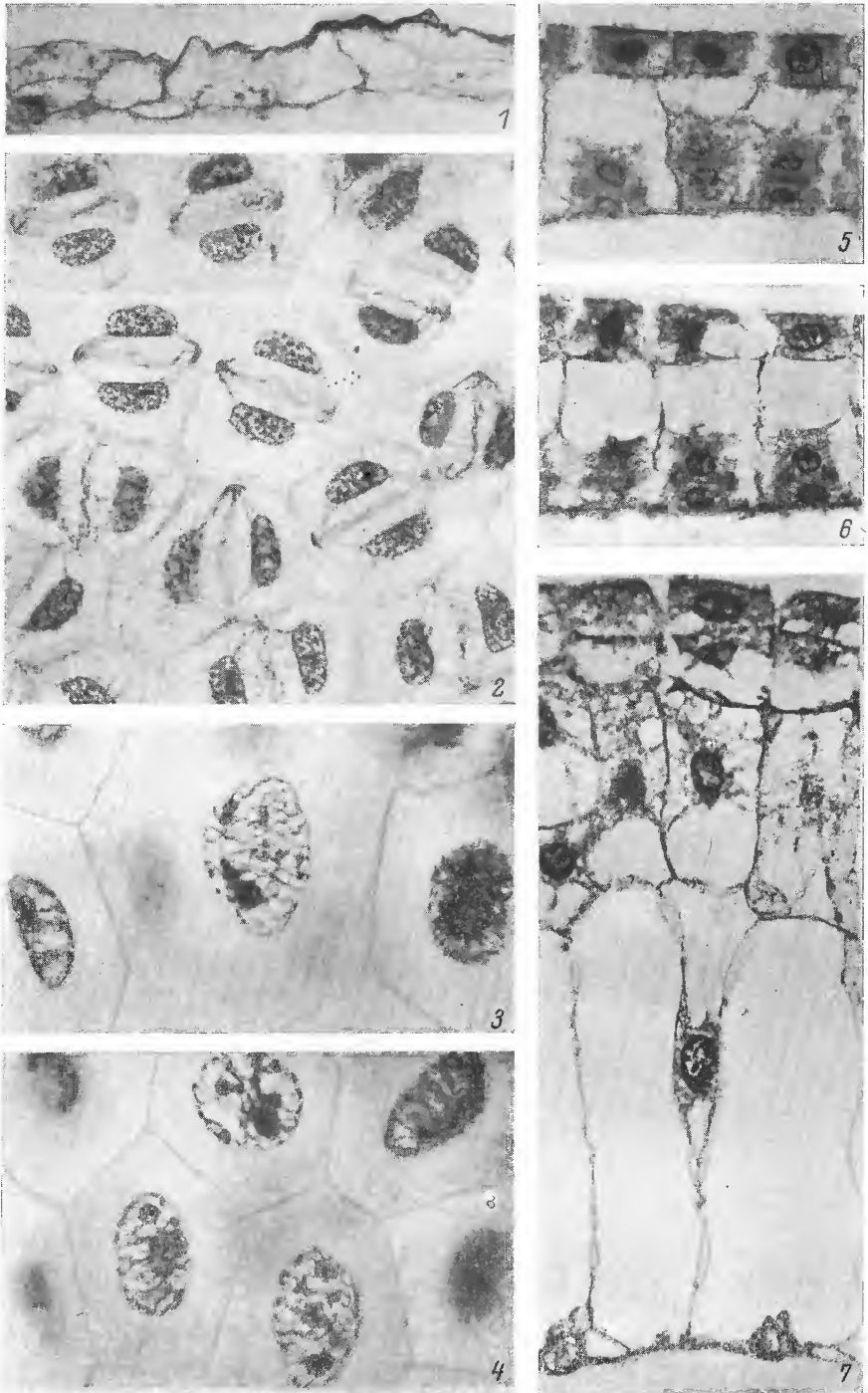


Рис. 1. Однослойный, двухслойный и четырехслойный эндосперм.

1, 3—4 — *Iris pumila*; 2 — *Lilium martagon*; 5—7 — *Helleborus caucasicus*.
 1 — однослойный клеточный эндосперм из средней части семени: видны ядра, располагающиеся у центральной вакуоли; 2 — фрагмент эндосперма из средней его части (тотальный препарат, волна делений распространяется снизу вверх); в экваториальной плоскости фрагмопластов видно заложение клеточных пластинок; 3—4 — фрагмент субхалазальной части при различной установке микровинта (тотальный препарат); 5 — деление клеток двухслойного эндосперма; 6 — четырехслойный эндосперм, образовавшийся по завершению митоза в клетках обоих слоев; клетки внутреннего слоя таблитчатой формы; 7 — четырехслойный эндосперм: одна из клеток внутреннего слоя стала клиновидной и потеряла выход к центральной вакуоле.

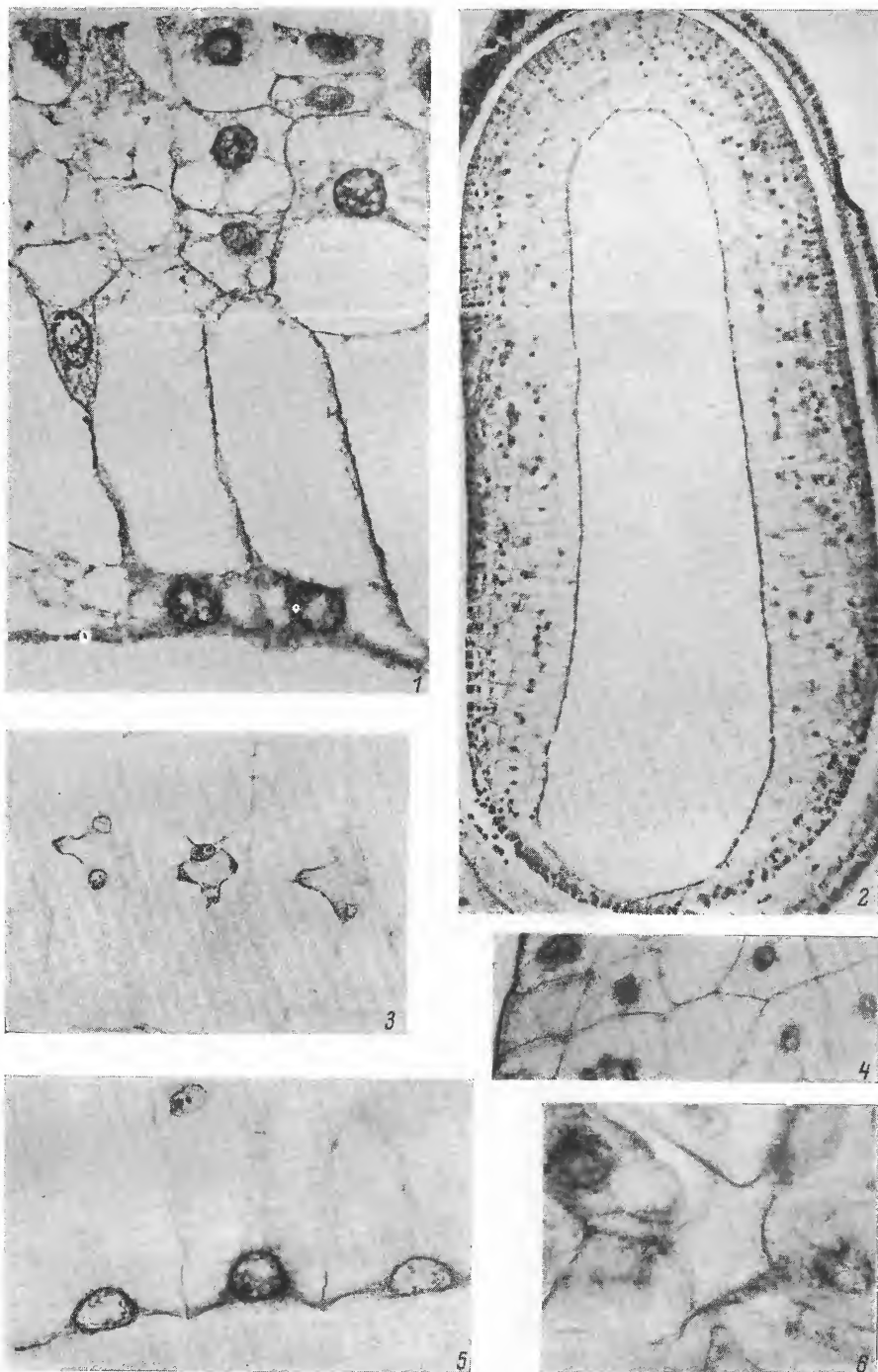


Рис. 3. Заполнение клетками эндосперма центральной части зародышевого мешка.

1—2, 6 — *Helleborus caucasicus*; 3—5 — *Iris pumila*. 1 — четырехслойный эндосперм на поперечном срезе: в крупных сильно вытянутых в радиальном направлении клетках внутреннего слоя ядра лежат в скоплениях цитоплазмы, граничащей с центральной вакуолью; 2 — многослойный эндосперм на продольном срезе: вверху — микропилярная часть, внизу — халазальная, в центре — крупная центральная вакуоль; 3 — митозы в вытянутых в радиальном направлении клетках слоя, находящегося над внутренним; 4 — поверхностные слои многослойного эндосперма: на наружном слое клеток (слева) видна пленка, представляющая собой остатки стенок разрушенных клеток семязачатки; 5 — обращенные к центральной вакуоли части сильно вытянутых в радиальном направлении клеток внутреннего слоя: ядра располагаются в скоплениях цитоплазмы у центральной вакуоли; 6 — остаток центральной вакуоли (в виде неправильной пятиконечной звезды) и концы клеток внутреннего слоя непосредственно перед их смыканием на поперечном срезе.

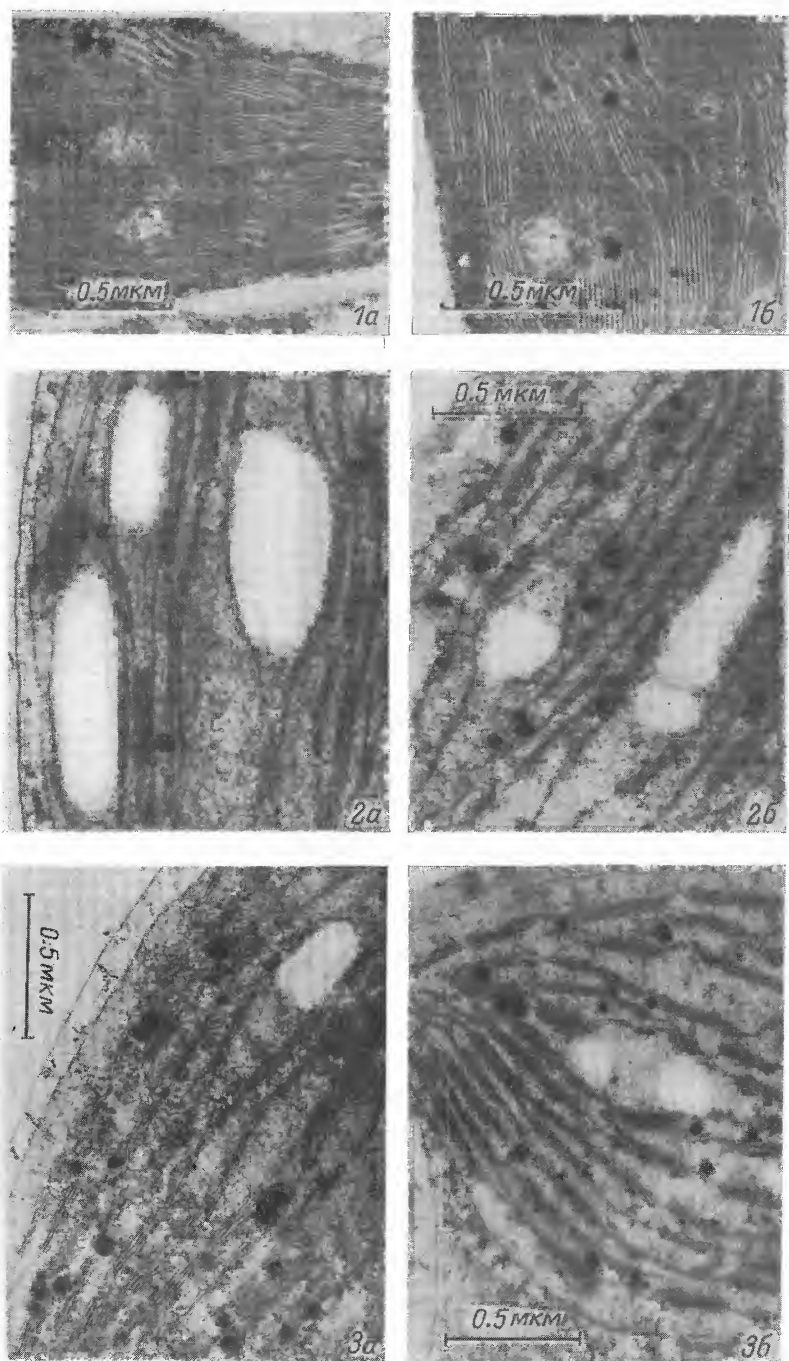


Рис. 1. Строение хлоропластов мезофилла эфемероидов.
 1 — *Scilla sibirica*, 2 — *Corydalis halleri*, 3 — *Ficaria verna*. а — столбчатые (первый слой от поверхности листа у *S. sibirica*), б — губчатые клетки (третий слой от поверхности листа у *S. sibirica*).

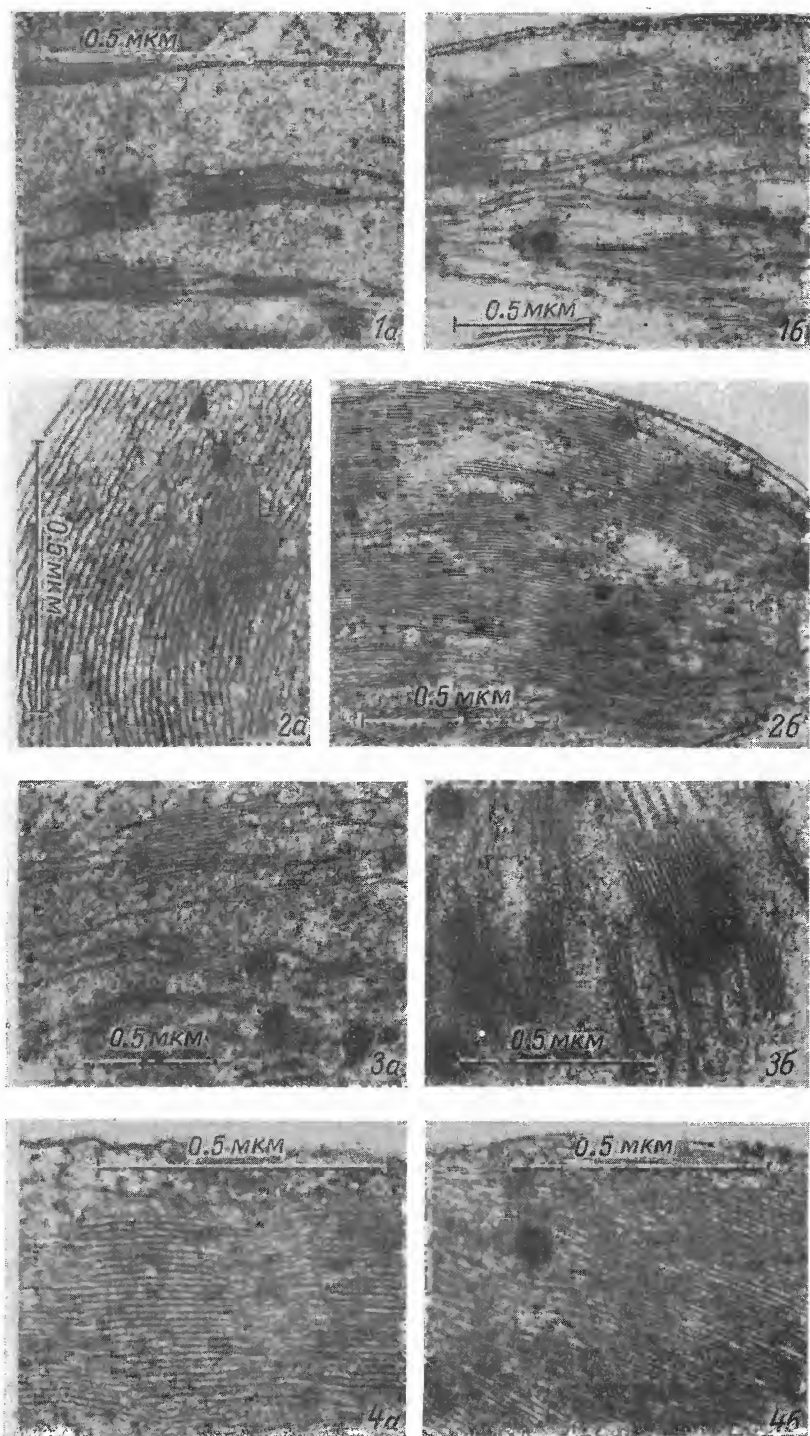


Рис. 2. Строение хлоропластов мезофилла сезонно-гетерофильных длительно-вегетирующих видов.

1, 2 — *Pulmonaria obscura*; 3, 4 — *Aegopodium podagraria*. Сезонные генерации листьев: 1, 3 — весенние; 2, 4 — летние; а — столбчатые, б — губчатые клетки.

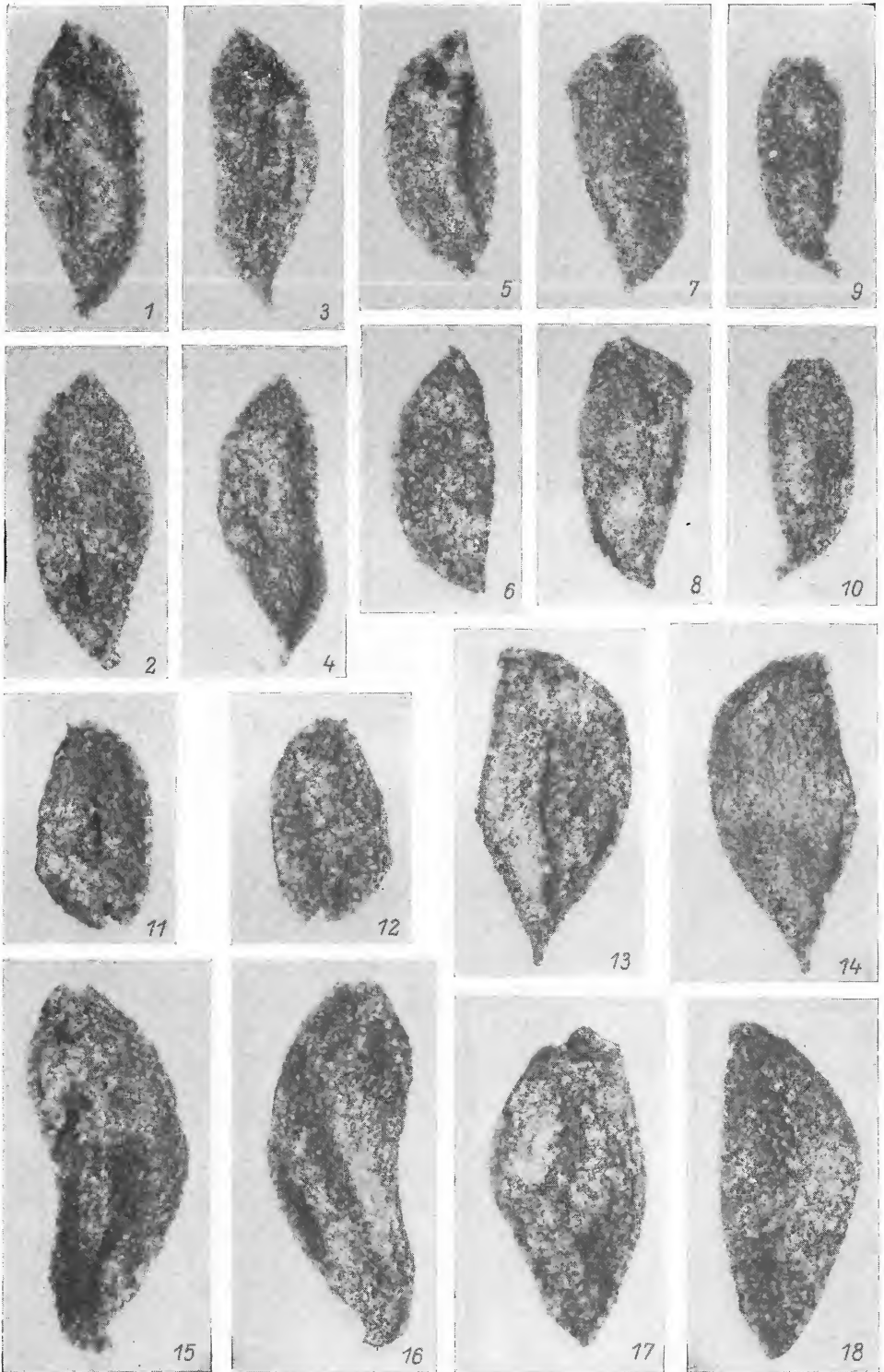


Рис. 3. 1—18 — *Liriodendron manukinii*, семена, $\times 13$. Стародубка Гомельской обл., олигоцен.

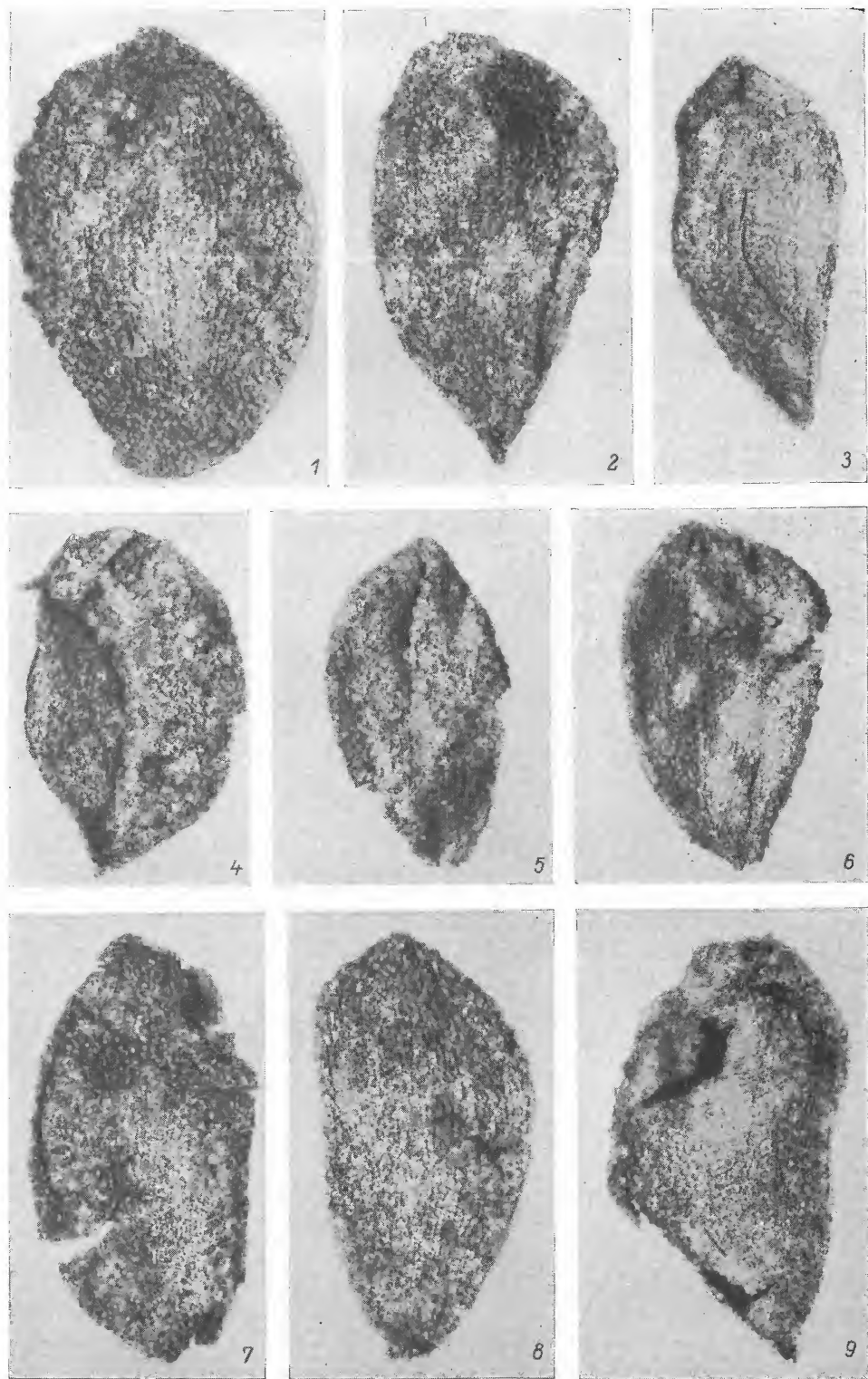


Рис. 4. 1—9 — *Liriodendron kryštofovichii*, семена, $\times 13$. Киреевское Томской обл., средний миоцен.

